L'ADAPTATION

ET

L'ÉVOLUTION

DANS LA MÊME COLLECTION

H. POINCARÉ........ *Des Fondements de la Géométrie.*

CH. EUG. GUYE..... *L'Evolution Physico-chimique.*

P. DROSNE.......... *La Structure de la Matière, de l'Energie et de l'Espace physique.*

AUG. LUMIÈRE..... *Théorie colloïdale de la biologie et de la pathologie.*

BIBLIOTHÈQUE DE SYNTHÈSE SCIENTIFIQUE
publiée sous la direction de M. Louis ROUGIER

Étienne RABAUD
Professeur à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris

L'ADAPTATION
ET
L'ÉVOLUTION

PARIS
Etienne CHIRON, Éditeur
40, Rue de Seine, 40
1922

DU MÊME AUTEUR

Le Génie et les Théories de M. Lombroso, 1 vol. in-16, 80 p. Paris, Mercure de France, 1908.

Le Transformisme et l'Expérience, 1 vol. in-16 de la Nouvelle collection scientifique, 312 p. et 21 fig. Paris, F. Alcan, 1911.

Le Tératogenèse, *étude des variations de l'organisme,* 1 vol. in-16 de l'Encyclopédie scientifique, 361 p. et 98 fig. Paris, Doin, 1914.

Recherches sur l'Hérédité et la Variation, étude expérimentale et théorie physiologique, 1 vol. in-8°, 316 p. et 16 fig. Publication du Bulletin biologique, 1919.

L'Immobilisation réflexe et l'Activité normale des Arthropodes, 1 vol. in-8°, 150 p. Publication du Bulletin biologique, 1919.

Eléments de Biologie générale, 1 vol. in-8°, de la Bibl. de philos. contemp., 444 p. et 51 fig., Paris, F. Alcan, 1920.

L'Hérédité, 1 vol. in-16, de la Collection Armand-Colin, 180 p. et 34 fig., Paris, 1921.

PRÉFACE

Nul ne peut regarder vivre un organisme quelconque, sans penser aussitôt à la nature et à l'origine des relations de cet organisme avec l'ensemble de ses conditions d'existence. Cet organisme a une forme, des organes, des fonctions, qui s'accordent ou paraissent s'accorder avec son genre de vie, avec le milieu dans lequel il se trouve. Et ces constatations, ou ces apparences, imposent forcément à l'esprit la question de *l'adaptation*. D'aucuns la considèrent comme l'une des « plus troublantes » de la Biologie ; elle est, tout au moins, l'une de celles dont naturalistes et philosophes poursuivent depuis longtemps la solution, sans aboutir à un résultat satisfaisant.

Pourtant, il importerait d'aboutir puisque, résoudre le problème de l'adaptation c'est, en même temps, comprendre le mécanisme de l'évolution. La diversité des théories proposées, aussi bien que leur insuffisance, témoigne de la difficulté du problème. La difficulté confinerait-elle à l'impossibilité ? Manquerait-il, pour établir notre raisonnement, quelque indispensable donnée ? Ou bien le problème aurait-il été généralement mal posé, les échecs successifs ne proviendraient-ils pas d'une erreur fondamentale de méthode.

Il ne semble pas que le problème soit impossible et, pour autant qu'on en puisse juger, les éléments de solution ne manquent nullement. Par contre, l'énoncé même de la question renferme une grave cause d'erreur, car il limite la recherche à une certaine adaptation, au lieu de l'étendre à l'adaptation conçue de la façon la plus large.

Que l'erreur ait été commise et qu'elle dure, il ne faut pas s'en étonner. La recherche biologique subit actuellement l'influence de plusieurs postulats dont il faudrait, avant tout, examiner la validité. Sans discussion aucune, nous acceptons l'idée d' « utilité » des organes et des fonctions. A propos du plus mince détail anatomique ou physiologique, nous ne nous demandons pas s'il sert, mais à quoi il sert; à priori nous admettons qu'il est indispensable, que l'organisme n'existerait pas si ce détail n'existait pas lui-même. Un peu d'imagination, une critique assoupie, suffisent d'ailleurs pour découvrir l'utilité de toutes choses; et, constamment, la pétition de principe domine notre raisonnement. On en fournirait sans peine de nombreux exemples en ouvrant, au hasard, un Traité quelconque de Botanique, de Zoologie, d'Anatomie comparée ou de Physiologie; et l'on constaterait, en outre, que des faits semblables comportent des explications contradictoires, chaque fois qu'il faut supprimer un désaccord entre une constatation et un postulat. Que des animaux d'organisation très voisine, vivant rigoureusement dans les mêmes conditions, diffèrent par une particularité importante, telle que l'absence ou la présence d'ailes, les naturalistes n'en sont pas autrement frappés; ils considèrent tous ces animaux comme morphologiquement adaptés au même titre, accordant implicitement la même utilité, dans les mêmes conditions, aux deux dispositions contraires. Ce n'est qu'un exemple; chemin faisant nous en relèverons bien d'autres.

De cette absence de rigueur dans l'examen et l'interprétation des faits découlent les interminables discussions auxquelles donne lieu la question de l'adaptation. Cette question n'est pas plus « troublante » qu'une autre; elle n'est pas plus mystérieuse que l'une quelconque de celles qui se posent constamment aux biologistes. Elle est, simplement, mal posée: au point de départ, une idée préconçue vicie l'examen des faits.

Et dès lors, si nous voulons obtenir une solution qui satisfasse à l'ensemble des données, si nous voulons, tout au moins, nous engager dans la voie qui mène à ce résultat, nous devons commencer par changer d'attitude. En dépit du respect que méritent les idées traditionnelles, et sans nier

qu'elles aient joué un rôle utile dans le développement de la pensée scientifique, il faut reconnaître et proclamer leur insuffisance actuelle. Il faut se convaincre, non seulement qu'elles ne permettent pas de résoudre le problème de l'adaptation et, par suite, de connaître le mécanisme de l'évolution, mais aussi qu'elles sont un obstacle à la découverte d'une solution valable. S'imposant à notre esprit comme le point de départ nécessaire de toute spéculation, ces idées orientent donc tous les essais dans une fausse direction et conduisent fatalement à une impasse.

En conséquence, notre premier soin sera de confronter à nouveau les idées traditionnelles avec les faits dont elles prétendent fournir l'explication. Et nous ne nous bornerons pas à un examen rapide ; nous recommencerons l'analyse comme si elle n'avait jamais été faite, fermement décidés à rejeter tout concept reconnu inapplicable.

Toutefois, recommencer une analyse implique l'usage d'un procédé perfectionné. Faire table rase des idées préconçues ne suffirait sûrement pas, si nous réexaminions les mêmes faits avec les procédés anciens. Dans le plus grand nombre des cas, les recherches sur l'adaptation sont effectuées sur des organismes dont on connaît peu ou prou le genre de vie; se demandant comment les dispositions anatomiques et le fonctionnement des parties de cet organisme s'accordent avec son genre de vie, le naturaliste constate forcément l'accord et, la constatation faite, considère comme résolu ce problème particulier. Ayant cru voir comment cet organisme est adapté, il borne là son analyse, il ne procède à aucune comparaison entre les divers organismes. Dès qu'il compare, le naturaliste change de point de vue et devient presque exclusivement anatomiste ; il compare des organes semblables et ne se préoccupe guère du genre de vie ; il n'a sous les yeux que des cadavres, voire des parties de cadavres. Parfois, ces comparaisons le conduisent à établir des séries morphologiques : contemplant ces séries, le naturaliste voit en elles l'image de l'évolution d'un appareil ou d'un organe, et il considère cette évolution comme liée à une « adaptation » de plus en plus étroite.

Visiblement la spéculation se meut alors dans le vide. Aux faits qu'il compare, le naturaliste ajoute le produit de son

imagination, sans tenir compte d'une série d'autres faits qui guideraient son interprétation. Or, ce qu'il devrait évidemment comparer, ce ne sont pas des natures mortes, mais des organismes vivants, avec leur comportement dans leur habitat normal; ce qu'il devrait comparer, ce ne sont pas seulement des espèces morphologiquement voisines, dont le comportement et l'habitat se ressemblent, mais aussi des organismes morphologiquement très dissemblables et vivant dans des conditions analogues. De cette comparaison largement compréhensive, éclairée, corroborée par la recherche expérimentale, se dégageraient alors des conclusions solidement appuyées sur des faits, ne les dépassant ni ne les déformant, indépendamment de toute idée préconçue.

Tel est l'esprit et telle est la méthode qui inspirent ce volume; on jugera de l'un et de l'autre par leurs résultats.

Ceux-ci se traduiront-ils par des faits nouveaux ? Evidemment non, si l'on entend par « fait nouveau » la découverte de dispositions anatomiques, de fonctionnements, d'habitats inconnus jusqu'ici. De ces « faits nouveaux », les pages qui suivent n'en renferment aucun; et du reste, en regard du problème à résoudre, leur recherche n'offre qu'un médiocre intérêt. La plupart des faits utilisés sont, au contraire, anciennement connus; même, l'auteur a porté son attention sur les mieux établis. Seulement, il les soumet à un examen comparatif complet et s'efforce de mettre en évidence leur signification véritable: en cela, beaucoup d'entre eux sont, en quelque mesure, des faits vraiment nouveaux.

Leur ensemble suggère une solution de l'adaptation qui s'oppose radicalement aux solutions jusqu'ici proposées. A heurter ainsi de front les opinions reçues, l'auteur sait tous les risques qu'il court. Il demande seulement que l'on veuille bien examiner la question sous ses divers aspects, sans parti-pris, sans arrière-pensée, comme il l'a fait lui-même; il demande que d'autres faits soient soumis au même procédé d'analyse, au même mode de comparaison complète, au contrôle expérimental quand il y aura lieu: le résultat ne concordera certainement pas avec l'une quelconque des conclusions traditionnelles. Ce résultat ne sera peut-être pas non plus, exactement, la solution ici proposée: l'auteur

ne prétend pas qu'elle soit définitive et intangible; il la considère comme une première approximation, ayant tout au moins pour effet immédiat de rendre intelligible l'évolution et de la dégager entièrement de toute idée de finalité.

Paris, 20 octobre 1921. E. R.

P. S. — Quelques-uns des chapitres de ce volume ont paru dans la *Revue philosophique:* le 1er mai 1921 (Chap. II); le 1er novembre 1921 (Chap. III et Chap. V); le 1er janvier 1922 (Chap. VII). Ils sont reproduits ici avec quelques remaniements de forme et des additions; le fond même n'a subi aucune modification.

L'ADAPTATION
ET
L'ÉVOLUTION

CHAPITRE I.

LES THÉORIES RELATIVES A L'ADAPTATION

1° *Position du problème.*

Personne ne pense plus, aujourd'hui, qu'un organisme entièrement constitué puisse apparaître soudain, projeté par une puissance invisible, en un point quelconque du globe. Et d'un commun accord on reconnaît qu'une génération spontanée exige, pour se produire, des conditions très spéciales ; qu'elle ne saurait donner immédiatement naissance qu'à une masse de substance vivante morphologiquement réduite à sa plus simple expression.

D'autre part, l'entente semble unanime au sujet de l'évolution. Les esprits imbus des idées les plus opposées admettent que les êtres organisés dérivent les uns des autres. Cette entente ne préjuge nullement, d'ailleurs, de la nature, des causes et du mécanisme des transformations. A leur sujet, les diverses tendances se font jour, car le terme d'évolution recouvre des conceptions bien différentes.

Au sens le plus ancien, presque étymologique, évolution signifie déroulement simple de formes préexistantes, se succédant dans un certain ordre, la précédente contenant la suivante, sans être nécessairement sa condition. Divers naturalistes contemporains acceptent franchement ce sens du terme évolution. Pour eux, le terme implique, à l'origine, la création d'une ou de plusieurs masses de substance organisée contenant en puissance le monde vivant tout entier, tout entier

prédéterminé avec l'ensemble de ses caractéristiques: si donc les êtres se dégagent ainsi les uns des autres, s'ils *évoluent*, ils ne se transforment cependant pas les uns dans les autres.

Pour la majorité des naturalistes actuels, au contraire, évolution signifie transformation. Suivant eux, les êtres vivants subissent des changements véritables; ils changent, non parce que la forme ancienne serait une simple gangue masquant la forme nouvelle, mais parce que, sous des influences et par des procédés divers, un organisme en devient un autre.

La première manière de voir se suffit à elle-même; elle ne soulève aucune difficulté. Etant admise la création sous une forme et à un titre quelconques, toute question de mécanisme et de déterminisme se trouve aussitôt résolue; l'activité de l'observateur se borne à enregistrer des faits.

La seconde manière de voir donne bien, elle aussi, une solution au problème de l'origine du monde vivant, mais elle laisse en suspens les questions de mécanisme et de déterminisme. Celles-ci restent entières. Et suivant les résultats qu'apporteront, à leur sujet, les investigations scientifiques, l'hypothèse fondamentale elle-même se trouvera ou non justifiée.

Le problème est alors posé de la façon suivante: l'évolution résulte de variations qui, d'une manière ou d'une autre, dépendent des conditions d'existence de l'organisme et s'accordent avec elles; ces variations, et celles-là seulement, sont donc *adaptatives*. En conséquence, si l'évolution implique *variation*, elle implique forcément *adaptation*, et l'on ne saurait valablement apprécier l'une, sans connaître en détail l'autre.

2° *Les divers sens du mot « adaptation ».*

Mais, aussitôt, le problème se complique; sur ses données essentielles mêmes, les naturalistes ne s'accordent pas. Que faut-il entendre par *adaptation* ? Diverses opinions se font jour, fort difficiles à distinguer les unes des autres. Quelques-unes, cependant, peuvent être rejetées dès l'abord. Voir, par exemple, avec Verworn (1), dans l'adaptation la « cause qui

(1) M. Verworn, *Physiologie générale,* Paris, 1900, p. 207.

tend à faire varier les formes » et les met en harmonie avec leurs conditions de vie, revient à commettre une confusion grave, à prendre un fait pour un facteur, à transformer un processus en entité, en lui prêtant une puissance personnelle.

Cette opinion, pourtant, n'appartient pas en propre à Verworn. Avant lui, Gœthe croyait l'organisme pris entre deux puissances antagonistes, l'*hérédité*, puissance formatrice organique interne, et l'*adaptation*, puissance formatrice organique externe, façonnant les êtres aux conditions que leur fait le milieu ambiant. Sous une autre forme, Hæckel exprime la même confusion. Hæckel, lui aussi, reconnaît aux organismes deux « propriétés fondamentales »: l'*hérédité* ou faculté de transmission et la *variabilité*, ou faculté d'adaptation (1). Grâce à cette dernière faculté, l'organisme peut acquérir forme ou fonction sous l'influence du milieu; la « faculté » est la cause de l'adaptation, elle est inhérente à la matière organisée.

Depuis Hæckel, et sous son influence, naturalistes et philosophes admettent cette « faculté » inhérente à l'être (2) qui s'oppose à l'hérédité. Qu'est-elle donc ? Est-elle un principe surajouté à la substance vivante, faisant corps avec elle sans lui appartenir en propre ? Est-elle, plus simplement, une propriété de la substance vivante ? D'une manière plus ou moins consciente, divers philosophes paraissent adopter implicitement la première solution. Elle satisfait évidemment à des tendances mystiques fort répandues. Seulement, elle ne repose sur aucune donnée de fait; elle ne s'appuie que sur une analyse insuffisante des phénomènes: elle dérive donc de l'ignorance et n'est qu'une vue irrationnelle. Négation même de la science, nous n'avons pas à en tenir compte.

La seconde solution s'accorderait mieux avec l'ensemble de nos connaissances. Ramener l'adaptation à une propriété de la substance vivante revient à nommer d'un mot spécial les propriétés physico-chimiques de cette substance. Mais alors est-il bien nécessaire d'isoler l'un des résultats de ces propriétés, de l'opposer à tous les autres, comme s'il avait

---

(1) E. Hæckel, *Histoire de la Création des êtres organisés d'après les lois naturelle*, 2e édit. française, Paris, 1877, p. 139 et 203.

(2) E. Rabier, *Leçons de philosophie*, t. II, p. 221.

une importance plus grande ? En procédant ainsi, n'aboutissons-nous pas à transformer en un être agissant une simple étiquette ? En enveloppant d'imprécision le phénomène, ne créons-nous pas l'apparence d'un mystère et ne risquons-nous pas d'arrêter net tout essai d'analyse ?

Au fond, Hæckel entendait bien l'adaptation dans son sens physico-chimique, et beaucoup d'autres, avec lui, l'entendent de la même manière. Nous ne saurions l'entendre autrement. Mais, cette acception admise, il convient de procéder à l'analyse immédiate du phénomène. Avant tout, nous devons rechercher en quoi il consiste exactement.

Sur un point, tous les auteurs s'accordent. Pour tous, adaptation signifie concordance des dispositions anatomiques avec les conditions d'existence ; la structure des organes répond à leur mode de fonctionnement et celui-ci répond aux nécessités de la vie : la constitution de la rétine, l'agencement des diverses parties de l'œil, permettent et favorisent, dit-on, la meilleure utilisation des rayons lumineux ; l'œil serait une *adaptation* à la vision. La forme des Poissons, leur mode de locomotion, leur organe respiratoire, passent pour correspondre exactement aux exigences de la vie dans l'eau : les Poissons seraient *adaptés* au milieu aquatique. Les pattes de la Taupe lui permettent de fouir le sol avec rapidité, la Taupe serait donc *adaptée* à la vie fouisseuse... Nous trouverions ainsi, sans peine, mille exemples de cette « harmonie » entre les organismes, leur manière de vivre et les diverses circonstances du milieu.

Seulement, cet accord qui règne parmi les naturalistes porte sur l'état des rapports qu'ils croient constater entre les organismes et leur milieu et non sur la façon dont ces rapports se sont établis. Sur ce dernier point, l'accord cesse et les naturalistes se partagent entre diverses opinions.

3° *Harmonie préétablie ; action du milieu ; sélection.*

La plus ancienne, la plus simple, qui ne demande aucun effort d'imagination, consiste à admettre une harmonie préétablie. Nombre de dispositions semblent véritablement répondre à une fin déterminée et cette apparente finalité ne

s'expliquerait que par l'intervention d'une influence mystérieuse, donnant aux organismes les moyens de vivre dans les meilleures conditions. Cette influence n'impliquerait pas une création proprement dite et telle qu'un organisme compliqué soit lancé, tout prêt à y vivre, dans un milieu préparé; mais l'évolution serait réglée de façon que les formes se dégagent les unes des autres, d'une certaine manière et au moment favorable.

A vrai dire, ce point de vue rallie actuellement un nombre de naturalistes plus grand qu'on ne serait enclin à le supposer. Ce qui les frappe, et avec force, c'est moins encore la concordance des conditions et des organes que la nécessité de cette concordance et la direction que l'organisme à dû suivre pour l'atteindre. Ils en arrivent à admettre une adaptation dominée par des forces internes de nature supra-sensible: les formes se succéderaient en suivant une ligne dont elles ne pourraient s'écarter.

Discuterons-nous ce point de vue ? Il se réduit à une affirmation, et celle-ci repose uniquement sur une analyse insuffisante des phénomènes. Le discuter, c'est traiter la question même qui nous occupe; par suite, la conclusion se dégagera de l'étude que nous entreprenons. Une objection, toutefois, mais grave, doit être opposée dès maintenant: l'hypothèse d'une force immatérielle, supra-sensible, est rigoureusement arbitraire; elle est un simple refuge pour notre ignorance ou notre paresse; elle ne se dégage des faits en aucune manière; elle n'en dépend à aucun degré; si nous l'acceptons, elle devient un préjugé qui guide l'interprétation. L'hypothèse gêne donc la recherche en la limitant, et ce caractère suffit à l'exclure. Marchant sans idée préconçue, nous arriverons où nous pourrons; si, en cours de route, nous trouvons un Principe quelconque, si sa nécessité du moins s'impose pour l'interprétation de faits soigneusement et complètement analysés, nous l'admettrons; mais il sera une conséquence de la recherche et non sa condition préalable.

Laissant donc de côté l'idée d'une harmonie préétablie, passons à une autre explication de la concordance admise entre l'organisme et ses conditions d'existence: l'explication lamarckienne. Suivant elle, l'évolution serait une véritable

transformation. Partant de formes simples, les organismes se modifieraient continuellement sous l'action des influences extérieures. Celles-ci, en effet, ne demeurent pas constantes ; elles changent pour des raisons diverses, soit qu'un ou plusieurs des composants du milieu subissent des variations, soit que les organismes se déplacent, activement ou passivement, et rencontrent des conditions de vie nouvelles pour eux. Actives ou passives, ces conditions nouvelles ne laisseraient pas les organismes indifférents ; à leur tour ils varieraient et se trouveraient, par là même, en harmonie avec les conditions nouvelles.

Telle est bien la conception que Lamarck expose dans ses *Discours d'ouverture* comme dans sa *Philosophie zoologique*, et qu'il illustre par un certain nombre d'exemples. Ces exemples, il est vrai, sont des interprétations de faits et non des faits démonstratifs. Lamarck raisonne par analogie: de même que l'exercice provoque l'accroissement des muscles, ou le repos prolongé leur atrophie, de même les influences externes quelles qu'elles soient provoqueraient, directement ou indirectement, une modification du fonctionnement des organes et il en résulterait une modification de la forme adéquate à ce fonctionnement ; ces modifications acquises deviendraient héréditaires.

Ainsi présentée, la conception de Lamarck, reconnaissons-le tout de suite, ne correspond guère aux données de l'observation ou de l'expérience. Sans doute, les actions extérieures entraînent des variations chez les êtres vivants ; mais nombre d'entre elles sont purement individuelles. Par suite, si elles ont pour effet d'établir une concordance entre l'organisme et le milieu, disparaissant avec les individus, la concordance disparaît également et devrait être rétablie à chaque génération. Rien ne prouve, d'ailleurs, que les transformations dues à l'exercice ou à toute autre influence leur soient véritablement adéquates. L'exercice provoque bien une hypertrophie musculaire, mais il ne l'implique pas ; et le repos n'implique pas davantage l'atrophie qu'il provoque. Il est prouvé que le non-usage des yeux n'entraîne guère la cécité ; et l'on ne peut affirmer sérieusement que divers Oiseaux ou Insectes ont perdu leurs ailes parce qu'ils étaient dans l'impossibilité de voler. On ne saurait davantage affirmer

que l'apparition des ailes ou des nageoires résulte d'essais faits pour voler ou nager. De plus, il semble que, dans bien des cas, les dispositions ne correspondent spécialement à aucune circonstance déterminée. Les Homards, par exemple, sont des animaux beaucoup plus marcheurs que nageurs. Ils vivent pourtant dans l'eau et l'on croirait volontiers que les conditions de la vie aquatique entraînent le développement des organes de la nage plutôt que ceux de la marche. Au point de vue lamarckien, néanmoins, nous n'hésitons pas à dire que les Homards sont spécialement *adaptés* à la marche, sous-entendant ainsi que la conformation de l'animal, qui en fait un marcheur, résulte de l'influence d'un milieu incitant les Homards à marcher plutôt qu'à nager.

De même, nombre d'animaux sont arboricoles et, pour plusieurs d'entre eux, la conformation du corps paraît en relation étroite avec cette manière de vivre. Plus exactement, leur conformation permet à ces animaux de s'accrocher aux branches et de rester suspendus, inactifs ou peu actifs. Or, en admettant que les circonstances aient obligé ces animaux à vivre dans les arbres, il faut bien constater que ce genre de vie n'implique pas la rareté ou la lenteur extrême des déplacements; elle n'implique pas l'allongement des extrémités, ni l'attitude suspendue. Rien ne prouve, au surplus, que cette attitude détermine l'allongement des extrémités. De telles conséquences supposent des processus difficilement admissibles. On aperçoit bien la possibilité de modifications anatomiques locales dues à des pressions ou à des tractions continues ; mais on sait qu'elles sont individuelles et que, dans la mesure où elles retentissent sur l'ensemble de l'organisme, la transformation qu'elles provoquent se traduit, morphologiquement, d'une manière quelconque, sans aucun rapport fonctionnel nécessaire avec l'influence déterminante.

Bien souvent, ainsi, nous constatons que les conditions d'existence ne semblent pas exiger une modification plutôt qu'une autre, et de cette constatation nous tirons, contre la conception lamarckienne, l'argument le plus grave. Supposer que le milieu puisse modeler les organismes de manière à leur donner la forme et les fonctions précisément adéquates aux nécessités actuelles, c'est lui accorder un pouvoir véritable-

ment créateur. Sans doute, cette création n'implique pas absolument la poursuite d'un but; il semble bien, toutefois, que si le milieu confère toujours aux organismes exactement ce qu'il leur faut pour survivre, l'idée de finalité ressorte comme d'elle-même et devienne, sinon une conséquence nécessaire, du moins une grande probabilité. Notre conception du monde vivant devrait alors tenir le plus grand compte de cette probabilité.

Pour toute l'école néo-lamarckisme, à la suite de Cope, la puissance du milieu s'exercerait ainsi sans limites. Mais ce point de vue ne résiste pas, on le voit, au simple examen des faits. Aucun organisme n'a une plasticité telle qu'il puisse prendre une empreinte quelconque et « s'adapter » indifféremment à toutes les conditions. Placé dans un milieu donné, chacun se comporte à sa manière, qui dépend à la fois des conditions auxquelles il est soumis et de sa constitution propre. Son comportement est une résultante. La preuve en est expérimentalement fournie de la façon la plus simple: en plaçant dans des conditions analogues des organismes distincts, on obtient constamment des effets différents, même si les individus utilisés sont extrêmement semblables entre eux.

La solution que les néo-lamarckiens tirent de la pensée de Lamarck ne satisfait donc pas à l'énoncé classique du problème de l'adaptation, puisque l'influence du milieu ne met pas, quoiqu'il arrive, l'organisme en harmonie avec les conditions de vie.

Darwin et les néo-darwiniens conçoivent l'adaptation d'une autre manière. Pour eux, le milieu n'intervient pas directement ou, du moins, il n'y a pas lieu de rechercher s'il intervient et comment il intervient. En tous cas, ce n'est pas lui qui imprime aux organismes la forme et le fonctionnement adéquats aux conditions. Les darwiniens constatent, ou croient constater, que les organismes varient, mais que les variations n'ont pas une égale valeur. Quelques-unes procureraient aux individus un avantage plus ou moins marqué au point de vue de la lutte pour l'existence; elles leur permettraient de mieux échapper aux ennemis, d'atteindre plus aisément leurs proies, de se soustraire aux intempéries ou de

les subir sans dommages. Ces variations avantageuses procureraient une mise en harmonie meilleure avec les conditions de vie; elles réaliseraient une adaptation de plus en plus étroite et, par là même, faciliteraient l'existence. Les individus avantagés se multiplieraient plus activement que ceux de leurs congénères de la même espèce qui n'ont pas varié, ils les supplanteraient au bout d'un temps et, finalement, étant les mieux « adaptés », persisteraient seuls.

Dans cette conception, le milieu joue très exactement le rôle d'un crible; il laisse passer et persister les variations utiles, il supprime les autres; toutefois, il néglige les variations indifférentes qui ne procurent aucun avantage, mais non plus aucune gêne. Le résultat d'une pareille *sélection* apparaît aisément: si, dans la suite des générations, une série de variations de même sens s'ajoutent à une variation favorable, les organismes parviennent à acquérir une conformation tout à fait en accord avec les conditions d'existence. L'adaptation se confondrait, en somme, avec la conservation de tout ce qui favorise les êtres dans la « lutte pour la vie ».

A l'opposé de la solution néo-lamarckienne, la solution darwinienne n'attribue donc au milieu qu'un rôle très secondaire et donne le pas au hasard. Elle implique, néanmoins, une certaine direction dans la manière dont les variations se succèdent; du moins, elle fait état de la succession d'un grand nombre de variations de même sens, et telles qu'elles réalisent précisément une adaptation progressive. Tout se passe comme si ces coïncidences heureuses, comme si le hasard, tendaient vers un but défini.

Envisagée sous cet angle, la sélection ne fournit guère la solution du problème de l'adaptation, car elle repose sur deux postulats également contestables. Le premier consiste précisément à admettre une série de variations de même sens d'origine inconnue. Assurément, des variations se produisent parfois sous l'influence du milieu, et nous aurons à examiner leur valeur « adaptative »; en tout cas, on connaît leur origine qui ne tient nullement du hasard. En dehors de ces constatations positives, il n'y a qu'hypothèse pure, interprétations arbitraires, nous allons le voir.

Le second postulat consiste à déclarer utile ou avantageux, soit un fonctionnement, soit une disposition anatomique

quelconques. Or, l'utilité ou l'avantage n'existent pas en soi, ils résultent de notre seule appréciation. Nous partons de l'idée qu'aucun être ne persiste s'il n'a, sur ses congénères, quelque supériorité, puis, en vertu de cette hypothèse, nous nous ingénions à découvrir cette supériorité, sans prendre garde que nous démontrons l'hypothèse par ses conséquences supposées et celles-ci par celle-là. Le plus bel exemple, le plus caractéristique, est fourni par les galles. Longtemps, les naturalistes se bornèrent à envisager les galles végétales, les considérant comme avantageuses, non pour la plante mais pour le parasite. A celui-ci, l'hypertrophie des tissus végétaux fournirait, à la fois, un abri et un aliment ; un abri, parce que l'hypertrophie forme autour du parasite une paroi suffisamment épaisse; un aliment, parce que le parasite mange cette paroi, à la fois épaisse et succulente. L'idée qu'il en pourrait être autrement n'effleurait même pas l'esprit.

La découverte faite par A. Giard (1), puis par Molliard (2), de galles *facultatives* portait un premier coup à cette interprétation. Puisque des individus de même espèce déterminent ou non une galle, suivant qu'ils attaquent le végétal à un moment plus proche ou plus éloigné de l'apparition des jeunes pousses, et que, dans tous les cas, le parasite se développe également bien, l'avantage procuré par la galle devient très problématique. La découverte d'une galle à l'*intérieur* des Noisettes (fig. 1) ruine entièrement l'interprétation. Produite par la larve d'un Charançon (*Balaninus nucum*), cette galle se développe en détournant une partie des matériaux nutritifs qui vont normalement à l'amande, de sorte que celle-ci n'acquiert pas son volume habituel. La larve parasite dévore la galle, puis attaque l'amande ; mais elle se nourrit exclusivement de l'amande quand la galle ne se forme pas. L'inutilité de la galle comme substance nutritive est tout à fait évidente: quoiqu'il arrive, la larve trouve dans la Noisette une nourriture abondante. L'inutilité de la galle comme protection n'est pas moins évidente, puisque le péricarpe de la Noisette constitue

---

(1) A. Giard, Un genre nouveau et une espèce de Cécidomyide; *Drisina glutinosa, Bul. soc. ent.* Fr. 1893.

(2) M. Molliard, Une Coléoptérocécidie nouvelle sur *Salix caprœa*, type de cécidie facultative. *Rev. gén. bot.*, 1904.

une enveloppe résistante et dure (1). Aucune subtilité ne vaut contre ces faits: les galles ne sauraient passer pour procurer un « avantage » à la larve. Elles n'en procurent d'ailleurs pas non plus à la plante, car elles empêchent peu souvent le parasite de se développer.

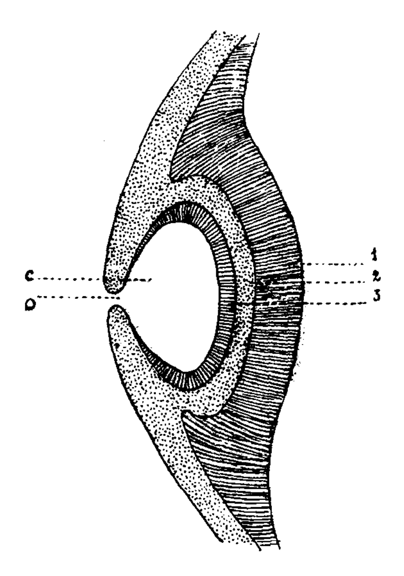


Fig. 1. — Cryptocécidie de la noisette. — C. Cavité, O. Orifice, 1, 2 et 3, tissus modifiés constituant le paroi de la galle.

C'est ce rôle de défense que les naturalistes invoquent quand les galles se produisent, non plus chez un végétal, mais chez un animal. Le point de vue change entièrement: l'avantage ne serait plus pour le parasite, il serait pour l'hôte. Mais, à se renverser, le point de vue ne gagne pas en exactitude. Si, souvent, en effet, un kyste de tissu conjonctif emprisonne une larve parasite, il ne la supprime pas; la larve dévore le kyste et redevient libre dans son hôte. Et nous voilà conduits à constater que les naturalistes voient un « avantage » là où leurs idées préconçues rendent nécessaire qu'il y en ait un, en dehors et en dépit des faits.

---

(1) Etienne Rabaud, La Cryptocécidie du ver des Noisettes (*Balaninus nucum*) et la signification biologique des galles. *C. R. Acad. Sci.* 1913.

Ce mode de raisonnement mène, on s'en doute, aux conséquences les plus singulières. En voici un autre exemple, non moins remarquable. Dans les friches et les terrains incultes, à partir du mois d'août, vivent de nombreux Criquets et notamment deux espèces représentées par un grand nombre d'individus, *Stenobothrus bicolor* et *Platyphyma giornœ* (fig. 2). La première a des élytres et des ailes,

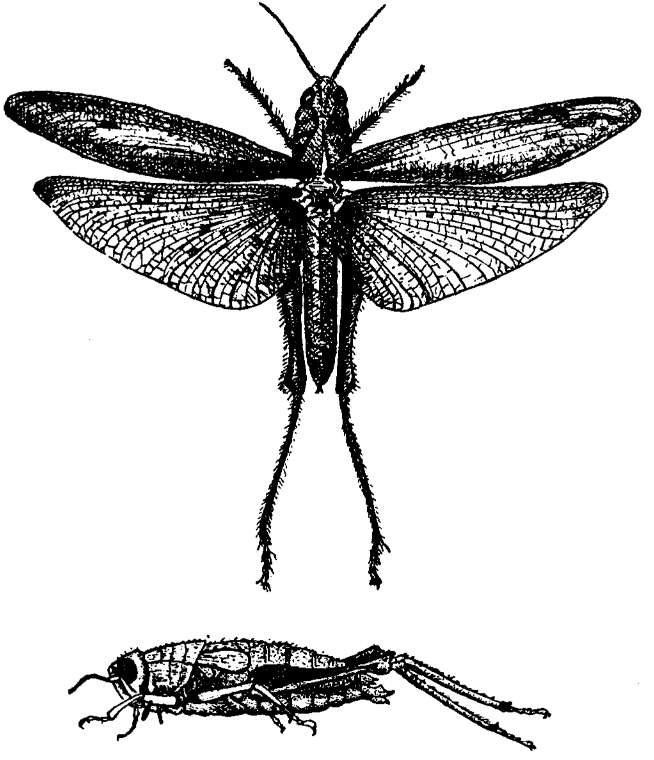


Fig. 2. — *Stenobothrus bicolor*
Platyphyma giornœ

la seconde n'en a pas. Du point de vue de la sélection, la présence des organes du vol constitue, évidemment, un avantage pour *Stenobothrus bicolor*, sans quoi cette espèce aurait disparu. Mais l'absence de ces mêmes organes constitue forcément aussi un avantage pour *Platyphyma giornœ*,

puisque cette espèce persiste. En fait, les deux espèces survivent, elles se multiplient et, la sélection étant donnée, la conclusion s'impose nécessairement à nous que les deux dispositions contraires réalisent toutes deux un avantage.

Or, cette conclusion soulève une difficulté majeure. Les deux Criquets sont morphologiquement assez voisins quant à la forme et aux dimensions ; ils vivent rigoureusement dans les mêmes conditions extérieures, naissent sensiblement à la même époque, deviennent adultes en même temps, vivent pêle-mêle dans les mêmes cantons ; leur nombre est équivalent et ils ont le même régime alimentaire. *Stenobothrus* utilise ses ailes, mais peu, et l'étendue de ses déplacements ne dépasse guère la longueur qu'il peut franchir d'un saut ; *Platyphyma* franchit des distances à peu près analogues. A la présence ou à l'absence des ailes ne correspond donc, dans la manière de vivre des deux espèces, aucune différence marquée. Ces organes ne sauraient cependant passer pour l'un de ces « caractères » indifférents qui, de l'aveu de quelques darwiniens, ne donnent pas prise à la sélection. Les ailes jouent, semble-t-il, dans la vie de l'Insecte un rôle important; si *Stenobothrus bicolor* les utilise peu, il les utilise pourtant, et d'une façon constante. Comment expliquer alors que leur présence soit un avantage d'un côté et que leur absence soit un avantage de l'autre ? Comment expliquer que l'adaptation ait pu s'établir en sens inverse pour des organismes vivant dans les mêmes conditions et se comportant de la même manière ? Nous ne l'expliquerons certainement pas au moyen de la sélection ; et cette impuissance à expliquer montre bien que, déterminer le caractère avantageux d'une disposition ou d'un fonctionnement découle du pur arbitraire.

La même conclusion se dégage de l'examen des faits de Mimétisme interprétés comme « moyen de défense ». En l'espèce, la conclusion a d'autant plus d'intérêt que l'interprétation de ces faits est l'une des premières conséquences tirées de la doctrine darwinienne. Constatant des ressemblances, souvent très étroites, entre deux organismes, entre un organisme et un objet inerte, les naturalistes ont aussitôt imaginé que les organismes tirent avantage de cette ressemblance. Dans le cas de similitude entre deux animaux ou entre une

plante et un animal, les naturalistes ont admis que l'un des deux possède un moyen de défense puissant (aiguillon, humeur âcre, odeur nauséabonde, etc.) et que l'autre bénéficie de la confusion provoquée par l'analogie des formes ou des systèmes de coloration: un Oiseau, un prédateur quelconque, instruits par l'expérience, se détourneraient d'une proie désagréable. — Dans le cas de similitude avec un objet inerte, l'analogie des formes et des colorations dissimulerait l'organisme aux regards.

Cette doctrine soulève, à divers points de vue, des objections extrêmement graves (1). Pour nous borner à celle qui nous importe ici, une simple remarque suffit. Supposons que la ressemblance crée véritablement un avantage et prenons, pour fixer les termes, un animal qui ait l'aspect d'une feuille morte. Cette ressemblance résulte d'une variation qui porte sur une partie seulement des individus d'une espèce; ceux-là seuls qui auront l'aspect feuille-morte se confondront avec le substrat et passeront inaperçus, tous les autres disparaîtront tôt ou tard et nous ne devrions trouver aucun individu de cette espèce qui n'ait l'aspect feuille-morte. Bien mieux, il faudra que l'aspect feuille-morte s'établisse en un seul temps, que les individus deviennent invisibles d'emblée. Car l'invisibilité seule constitue un *avantage* et elle ne le constituera que si elle est complète. Des « adaptations » successives, qui mèneraient par étapes d'une grande visibilité à l'invisibilité, ne procureraient aucun avantage partiel; la visibilité persisterait, en effet, et ces individus intermédiaires devraient disparaître, aussi bien que les individus non modifiés. S'ils ne disparaissaient pas, à quoi tiendrait leur persistance, puisque l'amorce de mimétisme ne saurait les dissimuler aux yeux des agresseurs ? A supposer, d'ailleurs, que leur visibilité un peu moindre constitue un léger avantage, devraient-ils disparaître quand surviennent les individus moins visibles encore ? Si le premier « avantage » a réalisé une sauvegarde suffisante, comment la venue d'individus moins visibles encore supprimerait-elle l'effet utile de ce premier avantage ?

---

(1) Etienne Rabaud, *a*) Les défenses de l'organisme et la persistance des espèces, *Rev. phil.*, 1917; *b*) Essai sur la vie et la mort des espèces, *Bul. sci., Fr. Belg.* 1917; *c*) *Eléments de Biologie générale*, Paris, Alcan, 1920.

On ne saisit décidément pas bien comment des « adaptations » successives proviendraient d'avantages partiels. On le saisit d'autant moins que les individus supposés insuffisamment organisés pour survivre survivent en réalité et se multiplient de la même manière que les autres, supposés mieux organisés. Des animaux dont le système de coloration, la forme, le dessin ne coïncident que par un trait ou par un autre avec une feuille-morte sont extrêmement nombreux. Cette ressemblance partielle est-elle ou non pour eux un avantage ? Nous n'avons aucune raison de le penser, et nous n'en avons guère de penser qu'une ressemblance complète en soit un.

Sous une forme un peu différente, la constitution du vagin chez certains Marsupiaux pose le même problème et conduit à la même conclusion. Ainsi que nous le verrons (1), au vagin double, normal, qui existe chez diverses espèces, se substitue, chez diverses autres, un vagin impair et médian (v. fig. 53). Parfois, c'est un simple cul-de-sac, et qui pourrait passer pour une disposition intermédiaire, menant à la formation d'un véritable canal qui va finalement s'ouvrir dans la vessie. Les dispositions intermédiaires n'ayant aucune capacité fonctionnelle ne procurent sûrement pas un avantage ; et, d'ailleurs la substitution d'un vagin impair aux vagins pairs n'en procure pas un non plus, puisque les espèces se perpétuent aussi bien dans l'une et l'autre occurrence.

Enfin, examinée sous un autre angle, la notion d'avantage ne paraît pas plus acceptable. Dans les cas de compétition directe entre deux individus, pour une même proie ou pour une même femelle, de quel côté ira le succès ? La force musculaire ou l'adresse constituent, semble-t-il, un avantage véritable, en dehors de toute interprétation ; le plus fort et le plus adroit l'emporteront donc, le plus faible périra. Sans doute, l'appréciation de l' « avantage » paraît ici plus facile, plus sûre, et résulter, presque, d'une simple constatation sans aucune hypothèse. Pourtant, notre certitude n'est, encore une fois, qu'une apparence. La force et l'adresse, en effet, n'ont pas de valeur absolue ; un organisme fort, un animal adroit peuvent toujours trouver plus fort et plus adroit ; et

(1) V. page 210.

tel qui domine aujourd'hui ne dominera peut-être pas demain. Suivant le hasard des rencontres, l'antagoniste victorieux ici ne vaudra pas mieux, vaudra parfois moins, que l'antagoniste défait là. De la sorte, les « plus aptes », les « mieux doués », ne seront jamais comparables entre eux; nous ne verrons pas s'établir une adaptation cohérente, en harmonie avec des conditions données; les individus persistants différeront tous les uns des autres, à des degrés divers.

Et il en sera d'autant plus ainsi que les circonstances des rencontres jouent un rôle aussi important que l'adresse ou la puissance musculaire. L'une et l'autre ne l'emportent, en principe, que si la rencontre a lieu en terrain libre, et de telle manière que les antagonistes puissent utiliser tous leurs moyens. Fréquemment, très fréquemment, la disposition des lieux intervient et favorise l'un des individus au détriment de l'autre, indépendamment de son adresse et de sa force. Bien des chenilles, par exemple, vivent enfermées dans les tissus végétaux qu'elles mangent en creusant des galeries; d'autres larves, des larves de Mouches en particulier, se comportent d'une manière analogue dans les tissus animaux. Tout va bien quand chacune de ces larves reste seule, isolée de ses congénères. Mais, souvent, un second individu pénètre dans le même tissu, creuse, à son tour, une galerie et, tôt ou tard, débouche dans la galerie du premier occupant: les deux larves se rencontrent, que va-t-il se passer ? Cela dépend de la situation respective des deux individus au moment de la rencontre. Parfois, l'un des deux tourne le dos à l'autre et reçoit des coups sans pouvoir les rendre; parfois l'assaillant débouche au-dessus ou au-dessous de l'assailli, qui est mortellement blessé avant d'avoir pu se retourner; ou bien encore, la taille de l'assaillant étant plus petite que celle de l'assailli, le calibre de la galerie du premier, relativement étroite, ne livre pas passage au second; celui-ci, matériellement le plus fort, se trouve livré sans défenses aux coups de celui-là, matériellement le plus faible. J'ai observé des faits de cet ordre pour diverses chenilles parasites de végétaux, et Keilin (1) en a observé pour des larves de Diptères parasites de Lombrics.

(1) D. Keilin, Recherches sur les larves de Diptères cyclorhaphes, *Bul. Sci. Fr. et Belg.*, 1915, p. 59.

D'autres éventualités se produisent, évidemment, qui rendent défavorables au plus faible les conditions de la rencontre. Mais une question se pose: quand le plus faible, le moins avantagé succombe, d'où provient exactement son désavantage ? Provient-il d'une débilité foncière, d'une disposition anatomique anormale, d'une simple question d'âge ? Tantôt de l'une, tantôt de l'autre de ces raisons, sûrement. Et qui nous dit alors que, dans la dernière éventualité, les dispositions du « plus faible » ne sont pas celles d'un individu véritablement bien doué, plus et mieux peut-être que le « plus fort » qui persiste ?

La question se pose de la même manière, que la compétition comporte ou non une « lutte » au sens strict du mot. Lorsque des plantes poussent côte à côte et puisent leurs matériaux à la même source, elles se nuisent parfois mutuellement. Des Mélèzes plantés d'une façon très dense réalisent un cas de ce genre. Les matériaux nutritifs sont proportionnellement répartis entre tous et l'on ne peut dire que l'un d'eux enlève à l'autre une parcelle d'aliments. Mais, d'une part, la quantité de nourriture ne suffit pas pour le nombre des arbres à nourrir et, d'autre part, tous reçoivent une quantité de lumière limitée. Aussi, tous végètent-ils misérablement et deviennent-ils rapidement victimes d'un Champignon parasite, *Dasyscypha welkommi*, qui active la déchéance organique (1). Les Mélèzes meurent successivement et les derniers survivants sont parfois trop atteints pour bénéficier de la disparition des autres.

Entre ces individus de même espèce une sélection efficace ne s'effectue donc pas; tous subissent tôt ou tard, mais de la même façon, l'effet de conditions déplorables, les plus vigoureux meurent les derniers, ils meurent néanmoins; tous se nuisent mutuellement. Peut-être, cependant, quelques-uns survivent-ils. Sera-ce alors les plus résistants ? En aucune manière; ce seront ceux qui bénéficient de conditions meilleures, ceux qui, en raison de leur situation topographique sont soustraits à la compétition, les arbres du bord de la plantation dont les racines plongent dans un sol relativement

(1) M. Mangin, Deux maladies des arbres forestiers, *Bul. Soc. path., végét.*, 1918.

libre et dont les rameaux sont plus largement insolés. Seul, le hasard prend part à la répartition; les arbres bien placés sont quelconques et leur persistance tient à des causes qui n'ont aucun rapport immédiat avec la compétition. D'aucun de ces arbres, on ne peut dire qu'il soit bien ou mal adapté à un genre de vie spécial, qu'il supporte mieux ou moins bien une insuffisance de nourriture et de lumière, qu'il possède, en un mot, un avantage lui permettant de résister.

Quels que soient les exemples choisis, la même conclusion s'imposerait: la sélection, telle que la conçoivent les darwiniens, ne conduit nullement à l'adaptation, à la concordance des formes et des fonctions avec les conditions d'existence.

Pourtant, l'idée de la sélection des variations « avantageuses » exerce, sur nombre d'esprits, une véritable fascination; pour eux, elle prend la valeur d'un fait nécessaire, au-dessus de toute discussion, dominant le monde vivant et le dirigeant. Par définition, la sélection est à la base de tous les phénomènes, il ne s'agirait que de savoir la retrouver dans chaque cas particulier. Et cette croyance mystique à la sélection engendre les interprétations les plus étranges. Comment expliquer, par exemple, que les capsules surrénales forment, chez les Mammifères, une masse unique, tandis que leurs deux composants, les corps supra-rénaux et les interrénaux, soient séparés chez d'autres Vertébrés? La réponse arrive aussitôt: devenant plus volumineux et plus voisins, les corps supra-rénaux « ont eu avantage à se fusionner avec les interrénaux et à former une nouvelle unité anatomique qui se fait une place à part dans la cavité viscérale (1) ». La singularité de cette explication dispense de tout commentaire. Elle montre bien, en tout cas, comment le dogme de l' « avantage » s'applique à tout, et comment la sélection trouve son emploi, avec le même bonheur, qu'il s'agisse des individus, des organes, des particules les plus infimes du corps.

Et l'on rencontre des interprétations bien plus étranges encore. J'ai récemment entendu un professeur réputé d'une

(1) L. Vialleton. Eléments de morphologie des vertébrés, Paris, Doin, 1911, p. 441.

Université étrangère — et non des moindres — expliquer, avec le plus grand sérieux et sur le ton de la conviction la plus profonde, les raisons pour lesquelles les cerises et beaucoup d'autres fruits sont rouges ou vivement colorés. La coloration serait pour eux un précieux avantage; grâce à elle, ils attireraient le regard des Oiseaux, qui les mangent et rejettent les graines un peu partout, à distance de l'arbre: ils dispersent ainsi les plantes. Même, il conviendrait de souligner combien l'adaptation est parfaite: la coloration n'apparaît qu'au moment où les fruits arrivent à maturité. Jusque-là ils demeurent verts et perdus dans le feuillage, de sorte que, passant inaperçus aux yeux des Oiseaux, ils ne risquent pas d'être détruits avant que les graines soient en état de germer. Constituant deux avantages successifs, l'absence de coloration, puis la coloration réaliseraient donc une adaptation parfaite.

Divers fruits, pourtant, demeurent verts, tels les noix et les glands. Mais il n'en résulterait pour eux aucun désavantage, car ils sont vus par des animaux doués d'une acuité visuelle très grande, les Ecureuils pour les noix, les Geais pour les glands. Assurément, ces animaux mangent les noix ou les glands et n'en laissent que des débris incapables de germer; leur intervention n'en serait pas moins profitable pour le Noyer et le Chêne. Les Ecureuils, en effet, font des provisions et transportent les noix dans quelque trou. Durant le transport, ils en laissent fatalement tomber quelques-unes qui germent loin de l'arbre d'où elles proviennent. Il y a donc bien un grand nombre de noix détruites, mais le petit nombre de celles qui échappent à la destruction répand l'espèce: la dispersion se trouve assurée au prix de lourds sacrifices. — Les Geais, de leur côté, font provision de glands; ils ne les accumulent pas dans un nid, ils les piquent isolément en terre et viennent les déterrer au cours de l'hiver. Or, un Geai peut mourir sans avoir épuisé sa provision; il peut oublier un ou plusieurs des glands mis en réserve. Ceux-ci se trouvent alors dans les meilleures conditions pour germer... La destruction partielle serait donc, ici encore, un avantage, le Noyer comme le Chêne seraient étroitement adaptés à tirer parti de l'attaque des Mammifères ou des Oiseaux.

Discuter ces affirmations excessives n'offre aucun intérêt;

on en voit au premier coup l'invraisemblance et le ridicule. J'aurais pu les négliger ; mais, à mon sens, elles expriment de la meilleure manière la théorie même de l'adaptation par sélection. Toute disposition anatomique, tout fonctionnement, toute manière d'être est, puisque l'organisme persiste, un avantage ; il faut qu'il soit un avantage retenu par la sélection. Darwin affirme qu'une variation, si peu nuisible soit-elle, entraîne forcément la disparition de l'individu qui a varié (1), et Wallace, l'autre père de la sélection, plus catégorique encore, dit: « aucun des faits positifs de la nature organisée ne peut exister sans avoir été une fois utile aux individus ou aux races qui en sont affectés (2) ».

Au demeurant, la conception est une pure tautologie et ne fournit, en conséquence, aucun élément pour résoudre le problème de l'adaptation.

4° *La préadaptation.*

En présence des difficultés accumulées, une autre solution se fait jour. Puisque l'influence du milieu ni la sélection ne rendent compte de la concordance constante entre l'organisme et ses conditions d'existence, puisque aucun des deux procédés n'aboutit à mouler l'organisme sur le milieu, ne serait-ce pas que la concordance s'établit par juxtaposition simple d'organismes et de conditions faites les uns pour les autres, mais indépendamment les uns des autres ? Bien entendu, il ne s'agit nullement de créationnisme ; il s'agit d'évolution et peut-être même de transformisme: quoique s'effectuant en dehors des conditions qui l'impliquent, l'adaptation s'effectuerait néanmoins, elle serait une *préadaptation*.

L'idée première appartient à Weismann qui admet, dans son système, des *déterminants* capables de répondre à des conditions inaccoutumées du milieu. Les larves d'Abeilles renfermeraient des *déterminants* pour les ovaires fonctionnels et d'autres pour les ovaires atrophiés, de sorte que ces larves

(1) Ch. Darwin. *Origine des espèces*, trad. Barbier. Paris, 1882, p. 86.
(2) R. Wallace. *La sélection naturelle*, édit. franç. Paris. Reinwald, 1872. p. 47.

seraient préadaptées à devenir femelles ou ouvrières. Visiblement, l'explication n'explique rien ; elle change seulement l'énoncé du problème. Davenport, néanmoins, puis Cuénot, en ont tiré toutes les conséquences. Suivant Davenport, les êtres vivants posséderaient, entièrement constitués, quant à la forme, quant à la structure histologique elle-même, tous les organes nécessaires pour vivre dans un milieu donné, bien avant d'avoir pénétré dans ce milieu. L'être ainsi modifié cherche le milieu qui correspond à sa constitution (1).

La démonstration la plus nette de cette assertion serait fournie par les animaux cavernicoles. Nombre de ces animaux sont aveugles, et ceux d'entre eux qui appartiennent au groupe des Insectes sont également aptères ; tous, en outre, seraient lucifuges. Pendant longtemps on a cru que l'absence des yeux et des ailes résultait de la vie à l'obscurité, du non-usage de ces organes. Darwin ne repousse par cette hypothèse, faisant remarquer toutefois que l'existence de l'œil, bien que inutile, ne saurait nuire. Avec Schiödte, il admet que ces divers animaux ont pénétré lentement dans les grottes ; l'œil cessant progressivement de fonctionner s'atrophierait progressivement. Aussi trouverait-on tous les passages entre les organismes oculés et les aveugles, à mesure que l'on gagne la profondeur des grottes. Corrélativement à la perte des yeux, l'animal acquerrait « une sorte de compensation pour sa cécité » sous forme de l'allongement des antennes (2).

Darwin, pourtant, remarquait qu'une espèce aveugle de *Bathyscia*, Coléoptère sylphide aveugle, se « trouve en abondance sur des rochers ombragés, loin des grottes » ; il en déduit que « la perte de la vue, chez l'espèce de ce genre qui habite les grottes souterraines, n'a probablement aucun rapport avc l'obscurité de l'habitat ». Depuis Darwin, les constatations d'analogies très grandes entre les formes cavernicoles et épigées se sont multipliées.

Eug. Simon en a fait dès 1872, en ce qui concerne les Araignées (3) ; de nombreux auteurs en ont également fait en

(1) Davenport. *The animal ecology of the cold-spring send spot,* 1903 ; L. Cuénot, la *Genèse des espèces animales*. Paris, Alcan, 1911, p. 420.
(2) Ch. Darwin. Op. cit., p. 150 et 151.
(3) Eug. Simon. Notice sur les Arachnides cavernicoles et hypogés. *Ann. Soc. ent. Fr.* 1872.

ce qui concerne les autres groupes. Actuellement, pour tous les représentants de la forme cavernicole, on connaît des individus de la même espèce habitant hors des cavernes, mais également aveugles. Ces animaux épigés et aveugles, Crustacés, Arachnides, Insectes, vivent en général dans les lieux obscurs, sous les pierres, sous les amas de feuilles mortes, dans la mousse. De ces rapports étroits entre la faune des cavernes et la faune de surface, divers auteurs ont conclu que les cavernicoles dérivaient de lucicoles devenus aveugles, entraînés par la perte des yeux à émigrer dans les grottes. Hamann (1) pense qu'ils ont été chassés de la vie épigée par la concurrence vitale, et tous les auteurs à sa suite, Racovitza (2), Cuénot (3), Jeannel (4), etc., adoptent essentiellement cette interprétation. Les deux premiers ajoutent que ces animaux sont, en outre, lucifuges et que leur sensibilité à la lumière contribue à provoquer leur pénétration *volontaire* dans les cavernes. La cécité devient ainsi un caractère *préadaptatif, prophétique,* plaçant l'animal dans les conditions les meilleures pour vivre à l'obscurité, où la concurrence vitale serait moindre, peut-être nulle: les grottes réaliseraient vraiment leur milieu naturel.

En cherchant bien, on trouverait ainsi nombre d'animaux *préadaptés* et l'on se sentirait autorisé à généraliser, à dire que la concordance des conditions anatomiques et des conditions de vie est une concordance préétablie, que le milieu appelle, en quelque sorte, les organismes faits pour lui. Les animaux aquatiques, tels que l'Épinoche, capables de supporter des eaux salées de concentrations diverses aussi bien que les eaux douces, capables même de vivre un certain temps dans des liquides généralement incompatibles avec l'existence, seraient préadaptés, suivant Cuénot, à des changements considérables de milieu. De même, le *Lecanium corni,* cette Cochenille étudiée par Marchal qui envahit le Robinier vers 1905, possédait en puissance la faculté de vivre sur le Robinier et sur la Glycine. D'autres animaux, égale-

---

(1) O. Hamann. Europaische Hohlenfauna. Iéna, 1896.
(2) E. G. Racovitza. Essai sur les problèmes biospéléologiques. *Arch. Zool. exp. et gén.,* 1907.
(3) Cuénot. Op. cit.
(4) R. Jeannel. Révision des Bathysciinœ. *Arch. Zool. exp. et gén.,* 1911.

ment capables de manger des plantes variées, seraient, eux aussi, préadaptés aux changements de régime. La vessie natatoire ou les flotteurs seraient, chez les Poissons, des organes préadaptés à la vie terrestre. De leur côté, Mesnil et Caullery se demandent si la présence d'un mufle, chez certains

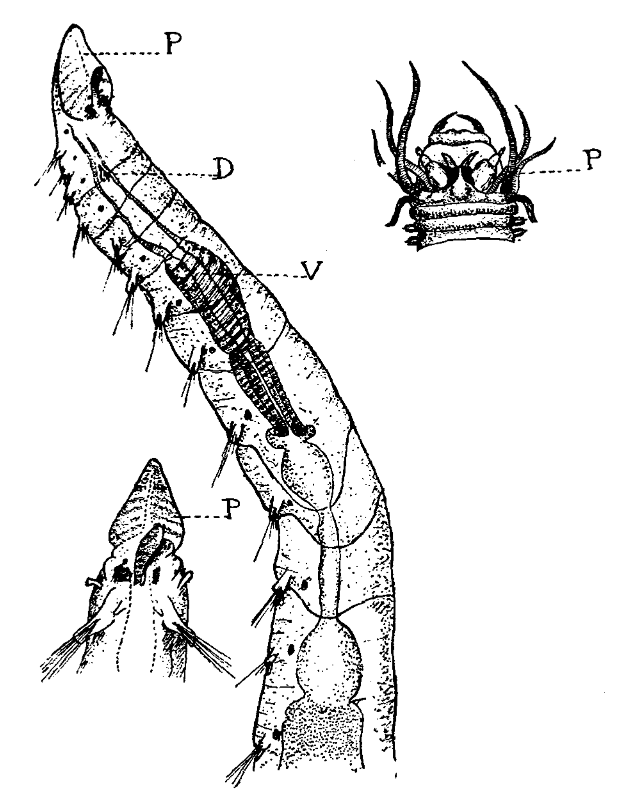


Fig. 3. — I. *Exogone hebes*. — P. Palpes soudés en mufle, O. Dent. V. Proventricule; II. Extrémité antérieure grossie, P. Palpes soudés en mufle; III. Région céphalique d'une Annélide à palpes distincts, P. Palpes. D'après MESNIL et CAULLERY.

Annélides du genre *Exogone* (fig. 3), ne serait pas une préadaptation à la vie dans un sable compact, etc. (1). Bien

(1) F. Mesnil et M. Caullery. Sur l'organisation et la biologie d'un Syllidien habitant un sable compact. *Bul. Soc. Zool. Fr.*, 1917.

entendu, la concordance d'un organisme avec un milieu ne résulte pas de l'existence d'un seul caractère; isolées, les préadaptations resteraient sans emploi ; mais, par leur réunion fortuite avec d'autres caractères sur un même individu, elles lui permettraient de quitter le milieu dans lequel il vit et de gagner le nouveau milieu qui lui conviendra désormais (1).

Telle est la théorie. Sa simplicité séduit dès l'abord. Elle supprime le problème de l'adaptation en affirmant « qu'il n'y a pas de lien causal entre l'adaptation suffisante à un milieu et les conditions de ce milieu (2) ». Elle exclut, en outre, toute recherche de l'origine et des causes des dispositions anatomiques ou du fonctionnement ; l'importance revient au *hasard*. Que représente au juste ce hasard ? On aimerait fort l'apprendre ; mais la théorie se borne à l'invoquer, sans fournir aucune lumière à son sujet. Au fond, il a toutes les allures d'un créateur qui organise les choses tout exprès pour établir une harmonie parfaite. Peu nous importerait, du reste, si ce hasard apportait avec lui une solution ; mais il ne résout rien: le problème reste entier.

Examinons de près, en effet, la préadaptation et, tout d'abord, le cas particulier des cavernicoles. Aveugles et lucifuges, nous dit-on ; et l'on ajoute, plus ou moins compensés pour l'impossibilité de voir, l'allongement des antennes, des pattes, du corps, suppléant, dans une certaine mesure, à la perte des yeux ou, d'une façon plus générale, à la vie dans un milieu obscur ; la compensation serait partiellement acquise avant l'entrée dans les cavernes, mais se développerait ultérieurement. Ainsi compensée, la cécité rendrait avantageux le séjour à l'obscurité. Soit. Mais comment expliquer alors que des animaux munis d'yeux fort bien développés vivent dans les cavernes ? J'entends bien qu'ils ne sont pas nombreux ; ils existent cependant: Racovitza cite tout spécialement un Hémiptère fulgoride (*Cixius*) qui vit dans les grottes des Baléares. Sans doute, cet Insecte mange des racines, et l'on peut admettre qu'il a été conduit à pénétrer dans ces grottes en suivant les racines ; il n'en reste pas moins que le régime rhizophage détermine cet animal à mener une

(1) L. Cuénot. Op. cit., p. 327.
(2) L. Cuénot. Op. cit., p. 415.

vie obscuricole, à laquelle l'existence des yeux ne le préparait évidemment pas. Et comment interpréter le cas singulier de *Glyptobythus gracilipes*, celui de *Machœrites subterraneus*, Coléoptères dont le mâle possède des yeux bien développés, tandis que la femelle est aveugle ? Suffit-il que la femelle soit préadaptée pour entraîner le mâle à sa suite ? De même, comment comprendre que, parmi les individus d'une même espèce, les uns soient aveugles et les autres munis d'yeux bien développés ? Tel est pourtant le cas de Crustacés isopodes, étudiés par Racovitza, de *Machœrites mana*, de deux Coléoptères psélaphides, *Bythinus globatus* (1) et *Bythinus algericus* (fig. 4), dont on rencontre des individus sans yeux ou avec des yeux normaux, les uns sans ailes et les autres ailés (2). Et comment comprendre encore que *Spelerpes fuscus*, Urodèle cavernicole d'Europe, ait des yeux grands et proéminents ; que sur 4 espèces d'Urodèles cavernicoles de l'Amérique du Nord, deux aient des yeux bien

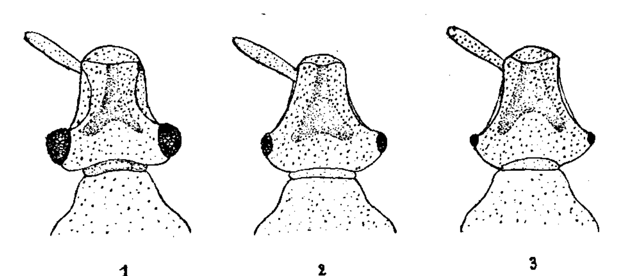


Fig. 4. — *Bythinus algericus*, trois individus avec les yeux de plus en plus réduits, d'après PEYERIMHOFF.

développés, *Spelerpes maculicauda* et *S. stejnegeri*, et deux des yeux réduits, *Typhlotriton spelœus* et *Typhlomolge rathbuni* (3) ? Comment comprendre que parmi les Hirudinées cavernicoles, *Herpobdella absaloni* soit aveugle, tandis que *H. octoculata* et *H. testacea* sont munis d'yeux normaux ? Et il en est également ainsi pour les Turbellariés, notamment

(1) J. Sainte-Claire Deville. *L'Abeille*, t. 31, p. 153-156.
(2) P. de Peyerimhoff. Sur un cas de pœcilandrie discontinue observée chez un *Bythinus*. *Bul. Soc. ent. Fr.*, 1910.
(3) Eigenmann. Cave vertebrata of America, 1909.

les Planaires (1). Quelle que soit l'hypothèse faite au sujet de ces exceptions nombreuses, appartenant à tous les groupes, elles sont fort gênantes pour la théorie.

Car il ne faut pas se borner à répondre que tous ces animaux, étant lucifuges, ont été refoulés dans les cavernes par la lumière. Le phototropisme qui est invoqué n'est pas autrement évident. Les observations sur lesquelles s'appuient les auteurs ne sont nullement démonstratives et sont, d'ailleurs, très contestées. Les observations anciennes de Piochard de la Brulerie (2), dont on fait encore état, sont contradictoires et se rapportent aussi bien à l'influence de la température, des déplacements d'air, qu'à celle de la lumière. A la même époque, d'ailleurs, E. Deyrolle (3) et Brisout de Barneville constatent que divers *Aphœnops* sont insensibles à la lumière, mais réagissent vivement à l'élévation de température et aux courants d'air. Ultérieurement, Joseph (4) Call (5), nient cette sensibilité à la lumière et Jeannel (6) indique nettement que les Bathysciinœ, les adultes tout au moins, ne sont pas lucifuges. De son côté, J. Richard (7) constate qu'un Copépode aveugle, *Bradya edwardsi*, est attiré par la lumière. Ce Crustacé habite probablement les nappes d'eau souterraines; en tout cas, son phototropisme positif indique nettement qu'un animal aveugle n'est pas forcément lucifuge.

Sans doute, parmi les cavernicoles, quelques-uns sont-ils repoussés par la lumière ; le fait n'est pas démontré. Mais, même s'il existait, ce phototropisme négatif ne jouerait aucun rôle décisif dans la circonstance. Un lucifuge n'a nul besoin de séjourner d'une façon permanente dans un milieu obscur;

---

(1) P. de Beauchamp. Biospeologica XLIII. Turbellariés et Hirudinées. *Arch. Zool. exp. et pr.*, 1920.

(2) Ch. Piochard de la Brulerie. Notes pour servir à l'étude des Coléoptères cavernicoles. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 1872.

(3) E. Deyrolle. Ibid, 1872, p. LXXXVIII.

(4) S. Joseph. Beobachtungen über Lebensweise und Vorkommen der in den Krainner Gebirgsgrotten einheimischen Arten der blinden Gattungen *Machœrites, Leptodirus, Oryatus* und *Troglorrhynchus*. 49-*Jahresb. Schles. Ges vaterl. Cultur*, Breslau, 1871.

(5) R.-E. Call. Some notes on the Flora and Fauna of Mammoth Cave Ky. *Americ. nat.*, t. 31, 1897.

(6) R. Jeannel. Op. cit.

(7) J. Richard. Recherches sur le système glandulaire et sur le système nerveux des Copépodes libres d'eau douce. *Ann. Sci. nat. Zool.*, 1891.

il lui suffit de vivre, pendant le jour et pendant les nuits trop claires, sous une pierre, dans une anfractuosité quelconque, dans une galerie peu profonde où la lumière ne pénètre pas ; il sort la nuit. En supposant qu'il se réfugie dans une fissure communiquant avec une caverne, ou dans l'entrée même de cette caverne, il demeurerait au voisinage de la surface du sol ou de l'orifice d'entrée, parce qu'il s'arrêterait aussitôt parvenu à l'abri des rayons lumineux. C'est ce dont chacun peut s'assurer en observant des animaux lucifuges ; leur phototropisme négatif ne les conduira pas dans les cavernes.

Il y a plus. A supposer que, par un moyen ou par un autre, la cécité préalable entraîne des animaux vers les milieux obscurs, quels avantages ces animaux y trouveraient-ils ? Suivant Darwin, Packard (1), et quelques autres à leur suite, la concurrence vitale ne s'exercerait pas dans ce milieu. Les aveugles seraient entre eux, délivrés de l'attaque possible des voyants. Verhoeff (2) a clairement prouvé que cette assertion ne reposait sur rien. En quoi, d'ailleurs, les conditions de vie souterraine différeraient-elles, à cet égard, des conditions de vie épigée ? Des espèces variées se multiplient dans les grottes, les individus en sont nombreux: la concurrence s'exerce donc nécessairement, aussi active, aussi âpre qu'à la lumière et de la même façon; les moyens sont les mêmes pour tous, puisque la possibilité de voir fait également défaut à tous.

Du moins l'habitat cavernicole aura-t-il pour effet de supprimer les voyants, de limiter la concurrence aux seuls aveugles, et cela serait-il un avantage ? En d'autres termes, lorsque la cécité frappe un animal menant une vie lucicole, se trouve-t-il, de ce chef, en infériorité marquée ? Du point de vue anthropomorphique, nous penchons à répondre oui ; mais l'examen des faits conduit à répondre résolument non: des animaux aveugles vivant en surface se comportent aussi bien que des clairvoyants, comme eux ils persistent et se

(1) A.-S. Packard. The cave fauna of North America, with remarks on the anatomy of the brain and origin of the blind species. *Mem. Nat. Acad. of. sc.* Washington, 1899.

(2) C.-W. Verhoeff. Einige Worte über europäische Höhlenfauna. *Zool. Anz.*, 1898.

multiplient. Des Termites de Ceylan (fig. 5), *Eutermes monoceros,* en donnent une preuve formelle. Aveugles et épigés, ils quittent leur nid la nuit et y reviennent en plein jour, entre 10 et 11 heures du matin; ils se dirigent sans peine et retrouvent aisément leur chemin (1). Diverses Fourmis aveugles, les Ponérines, les Dorylines, circulent en plein jour, sans difficulté apparente et sans que leur cécité les mette plus spécialement que d'autres à la merci des

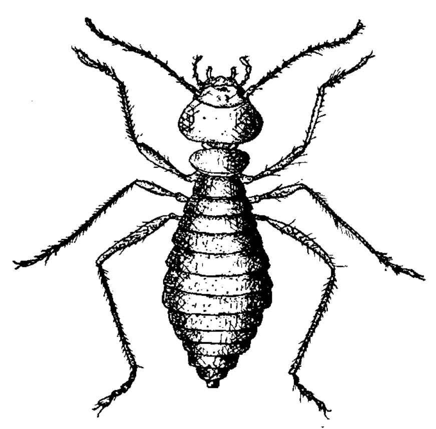


Fig. 5. — *Eutermes monoceros.*

divers agresseurs. Des Vers oligochètes, tels que *Chœtogaster diaphanus,* les *Dero,* les *Œolosoma,* dépourvus d'yeux habitent pourtant des régions bien éclairées dans les eaux peu profondes et calmes des rivières, des étangs, des canaux. Ils n'éprouvent néanmoins aucune difficulté à vivre. Même, *Chœtogaster diaphanus* est extrêmement vorace et fait sa proie de Planorbes, de Daphnies, de Copépodes, etc. Inversement, *Stylaria lacustris,* Oligochète muni d'yeux, habite des eaux assez profondes, par conséquent peu éclairées, où la vue ne joue qu'un rôle secondaire. Ne trouve-t-on pas, vivant en surface dans les eaux américaines, deux Poissons dont l'un, *Chologaster cornutus,* a deux yeux très réduits avec rétine simplifiée et l'autre, un *Typhlogobius,* est complètement

(1) E. Bugnion. Le Termite noir de Ceylan. *Ann. Soc. ent. Fr.,* 1909.

aveugle (1) ? Ils persistent pourtant, bien que vivant au milieu d'autres animaux munis d'yeux.

Faut-il encore citer les formes larvaires successives des Crustacés isopodes parasites ? La forme épicaridienne, *aveugle,* est une larve pélagique nageant librement jusqu'au moment où elle rencontre un Copépode parasite, sur lequel elle se fixe. Quand elle quitte ce premier hôte, après avoir acquis la forme cryptoniscienne, elle possède souvent des yeux et son comportement n'en est pas modifié. De même, tous les Gastéropodes se déplacent en plein jour, dans certaines conditions, bien que fort incapables d'y voir, comme Yung l'a montré (2).

Parfois, sans doute, la perte des yeux peut être un inconvénient grave et placer l'animal en face d'insurmontables difficultés ; mais alors cet animal disparaît et ne compte plus pour nous. Tout prouve que, pour nombre d'autres, la cécité demeure compatible avec la vie épigée, qu'elle n'implique pas nécessairement pour eux un état d'infériorité. La vue ne joue pas chez tous les animaux, le rôle qu'elle joue chez les Oiseaux ou chez l'Homme et divers autres Vertébrés. D'autres sens interviennent, qui rendent exactement les mêmes services. On ne peut donc dire que la disparition des yeux soit une préadaptation à un genre de vie quelconque.

Et du même coup tombe une autre « préadaptation », en quelque sorte corrélative: l'impossibilité de voir serait compensée, chez les Cavernicoles, et spécialement chez les Arthropodes, par l'allongement des appendices et du corps. L'animal pourrait ainsi palper les obstacles à distance, atteindrait mieux les proies qu'il chasse, échapperait plus sûrement aux ennemis qui le poursuivent.

La tentation est évidemment très grande de comparer les longues antennes d'un Insecte cavernicole à un bâton d'aveugle, ou de croire que les longues chélicères d'une Araignée sont des organes de « préhension lointaine (3) ». Mais cette interprétation anthropomorphique se heurte à tous

(1) Eigenmann. Op. cit.
(2) L. Yung. De l'insensibilité à la lumière et de la cécité de l'Escargot des Vignes. C. R. *Acad. Sc.*, 1911.
(3) Eug. Simon. Op. cit.

les faits. En ce qui concerne l'allongement du corps, on peut affirmer qu'il ne procure certainement aucun avantage à l'animal, comme l'indique fort bien Racovitza. Suivant Jeannel, cet allongement rendrait les articulations plus libres, et faciliterait la course; l'observation courante contredit cette affirmation: de très nombreux Insectes lucicoles courent avec une extrême rapidité, sans que leur corps ait subi la moindre élongation. Quant à l'allongement des pattes, il permet assurément de courir très vite, à condition qu'il ne dépasse pas certaines limites : mais en quoi cette rapidité est-elle plus avantageuse à l'obscurité qu'à la lumière ? Tous les habitants d'une caverne sont placés dans les mêmes conditions; ils n'y voient pas mieux les uns que les autres, et s'ils se poursuivent, la poursuite s'effectue, toutes choses égales, comme elle s'effectuerait à la surface du sol.

Pour les mêmes raisons, de longs chélicères ne facilitent nullement la préhension; ils ne suppriment pas la nécessité de poursuivre, et quelques millimètres de plus ou de moins n'y changent rien; la situation reste la même, pour les Araignées, que si elles vivaient à la lumière.

Reste l'allongement des antennes, souvent assez marqué. Cet allongement procure-t-il un avantage aux Insectes cavernicoles; leur permet-il de se déplacer avec rapidité sans buter contre les obstacles ? Ici encore l'interprétation ne semble guère en accord avec les faits. Parmi les Insectes cavernicoles, les Carabiques ont des mouvements extrêmement rapides, mais les Silphides marchent beaucoup moins vite: la longueur des antennes de ceux-ci ne le cède pourtant en rien à la longueur des antennes de ceux-là. Bien mieux, si tous les observateurs ont vu les Insectes cavernicoles se mouvoir, et parfois avec une grande rapidité, sans heurter les parois ni buter contre les obstacles, Deyrolle (1) a constaté qu'un *Aphœnops leschnaulti* privé d'antennes ne courait pas moins vite, ni avec moins de sûreté, que tous les autres.

A ces observations probantes s'ajoute la preuve expérimentale. En enduisant de vernis noir les deux yeux d'un Insecte vivant normalement sur le sol, on ne modifie pas sensiblement sa démarche. J'ai ainsi aveuglé des Carabiques

(1) Deyrolle. Op. cit.

(*Carabus violaceus* et *Pterosticus melanurus*), des Staphylins (*Ocypus olens*), des Orthoptères (*Platycleis grisea, Ephippiger*) sans produire d'effet appréciable. A peine posés sur le sol, les Carabiques reprennent leur marche rapide ; ils heurtent parfois les obstacles, mais légèrement, se détournent aussitôt et continuent, se comportant au moins aussi bien que les *Crematogaster*, Fourmis munies d'yeux, qui butent incessamment contre les obstacles du chemin. Quant aux Staphylins, pendant les toutes premières secondes qui suivent l'aveuglement, ils marchent en décrivant un cercle de petit rayon, puis ils prennent une allure normale et se meuvent à travers tous les obstacles comme s'ils les voyaient. Les Orthoptères se comportent d'une manière analogue ; aucun changement d'attitude ou de comportement ne suit l'oblitération des yeux ; la démarche reste active et l'Insecte ne heurte pas les obstacles. Pourtant on ne saurait dire de ces divers animaux qu'ils sont préadaptés.

Des constatations d'un autre ordre enlèvent, du reste, toute valeur à cette interprétation de « compensation à l'impossibilité de voir » provoquée par l'allongement des appendices. L'allongement n'existe pas toujours chez les animaux aveugles ou vivant à l'obscurité. Témoin, l'Isopode commensal des fourmilières, *Platyarthrus hoffmanseggi*, aveugle et dépigmenté comme un véritable cavernicole, dont les antennes sont proportionnellement plus courtes et franchement plus trapues que celles des Isopodes de surface. Les Insectes terrestres muscicoles, souche des cavernicoles, donnent lieu à la même observation. La comparaison de deux individus appartenant à deux formes proches parentes ne laisse aucun doute à ce sujet. C'est ainsi que le rapport de la longueur des antennes à la longueur du corps est de 0,56 chez les *Bathysciola aubei* cavernicoles, et seulement de 0,50 chez les individus muscicoles de la même espèce ; la différence est plus grande encore (0,37 et 0,52) entre les deux formes de *Bathysciola schiödtei* (1). De deux Carabes placés dans le genre *Trechus*, l'un vivant sous les pierres a des antennes courtes et épaisses atteignant à peine le quart basal des élytres, tandis que l'autre, cavernicole, a

(1) R. Jeannel. Révision des Bathysciinœ.

des antennes atteignant presque le milieu des élytres (1). Tous ces animaux, pourtant, sont également aveugles; pour tous, dès lors, il semblerait que le besoin de compenser « l'impossibilité de voir » se fasse également sentir. Jeannel répond que les muscicoles ne mènent pas, comme les cavernicoles, une vie vagabonde, ce qui rend inutile toute compensation. L'argument ne porte pas. Même en admettant que la vie sous les pierres ou dans la mousse exclue la nécessité d'éviter des obstacles, de capturer des proies ou de fuir devant des ennemis, il faut bien reconnaître que tous les Insectes aveugles et épigés ne se trouvent pas dans de telles conditions. Les Fourmis, les Termites sans yeux, qui se déplacent en surface, se conduisent sans difficulté apparente, bien que leurs antennes ni aucun de leurs appendices n'aient subi le moindre allongement compensateur; leurs mouvements sont rapides et précis (2). J'ai pu comparer deux Fourmis de taille analogue, l'une aveugle, *Dorylus fulvus*, l'autre oculée, *Polyergus rufescens*, et j'ai nettement constaté que la première avait les antennes plus courtes et les membres plus trapus que la seconde. De même, les antennes des Ponérines munies d'yeux, telles que *Anachœtes ghilionni*, sont plus longues et plus grêles que celles de *Ponera* aveugles. On pourrait presque établir comme règle, chez les Fourmis, que la disparition des yeux coïncide avec un raccourcissement des appendices.

Dans tous les cas, aucune relation nécessaire ne lie la cécité et l'élongation des antennes, des palpes, des chélicères ou des pattes; cette élongation, constatée chez un très grand nombre de cavernicoles, ne saurait passer pour une disposition compensatrice, moins encore pour une préadaptation. Si telle était sa signification, elle devrait exister chez les Insectes épigés aveugles; or, elle n'y existe pas. Et pourtant, elle pourrait neutraliser les inconvénients de la cécité dans la concurrence vitale. De même, les Insectes à activité plus spécialement nocturne, notamment des Lépidoptères, n'ont aucune « compensation ».

---

(1) R. Jeannel. Deux *Trechus* aveugles nouveaux de l'Europe orientale. *Bul. Soc. ent. Fr.*, 1919.

(2) E. Bugnion. Observations relatives à l'industrie des Termites. *Ann Soc. ent. Fr.*, 1910.

Inversement, bien des Insectes épigés et clairvoyants ont des appendices extrêmement longs. Outre divers Longicornes, dont les antennes dépassent de beaucoup la longueur du corps, de nombreux Locustiens ont des appendices, spécialement les antennes et les pattes postérieures, démesurément allongés. Quelques-uns parmi eux, tels que *Xiphidium œthiopicum*, ont un aspect « cavernicole » ; ils vivent pourtant en pleine lumière et possèdent des yeux bien conformés.

Décidément, il y a quelque puérilité à considérer le sens de la vue comme jouant, chez tous les animaux, le rôle qu'il joue chez l'Homme. Même chez les animaux pourvus d'yeux bien conformés, vivant en pleine lumière, en plein soleil, ces organes n'ont pas un rôle prédominant. Tout récemment, étudiant une autre question, j'ai eu l'occasion d'aveugler des Araignées (*Thomisus onustus*) en recouvrant leurs yeux d'une couche de vernis: ces Araignées n'en saisissaient pas moins avec rapidité et précision les Mouches qui passaient à leur portée, tout comme si elles n'étaient pas aveuglées. Elles ne possèdent, cependant, aucune compensation préalable à l'impossibilité de voir, aucune disposition prophétisant l'expérience qu'elles allaient subir; mais elles possèdent d'autres organes des sens d'une acuité plus grande que les yeux. Et l'on en dirait autant de nombre d'organismes qui, bien que vivant au grand jour et munis d'yeux normalement développés, sont particulièrement sensibles à des excitations extérieures indépendantes de la lumière.

Au demeurant, l'idée de compensation préadaptative est une idée purement néo-lamarckienne, contre laquelle s'élève, précisément, la théorie de la préadaptation. Et, en effet, si l'impossibilité de voir provoquait l'allongement des appendices, si cet allongement était vraiment une suppléance fonctionnelle, il réaliserait un exemple frappant d'un modelage de l'organisme par l'influence des conditions actuelles, modelage atteignant un résultat, un but peut-être, nettement défini: et ainsi, par le détour de la préadaptation, on revient à cela même que l'on prétend rejeter.

L'allongement des appendices n'est pas plus une préadaptation que la cécité elle-même. Ni l'un ni l'autre n'impliquent, comme nécessaire, la vie dans les cavernes. A supposer,

d'ailleurs, que ces deux dispositions soient une préadaptation, en quoi le problème que nous étudions serait-il résolu ? S'opposant aux lamarckiens, qui conçoivent une relation de cause à effet entre l'habitat dans les grottes et l'absence des yeux, les préadaptationnistes affirment que cette relation n'existe pas et que les cavernicoles proviennent de muscicoles aveugles ; ils affirment, en outre, que l'absence des yeux est la condition préalable de la vie dans les cavernes. Soit. Mais ils doivent alors dire d'où proviennent les muscicoles, quelle est la préadaptation qui prépare ce mode d'existence, si la cécité en est une ou si elle en est la conséquence. Car, enfin, si à tout milieu correspondent des conditions de vie, et s'il n'y a pas de lien causal entre ces conditions et les dispositions qui leur sont adéquates, encore faut-il que ces dispositions apparaissent à un moment ou à un autre. Qu'on le veuille ou non, après être remonté des cavernicoles aux muscicoles, on devra remonter de ceux-ci à leur souche, jusqu'à l'origine de la cécité ; et l'on se trouvera finalement acculé à résoudre le problème même de l'adaptation à la vie dans les cavernes: il ne suffira plus d'invoquer le hasard.

Tel est le résultat auquel mène une étude critique du cas le plus particulièrement favorable à la thèse de la préadaptation. Ce résultat permet-il de porter un jugement sur la doctrine ? Il la montre évidemment sous un angle fâcheux. Mais pour en apprécier complètement la valeur, d'autres faits sont nécessaires.

L'existence d'une vessie natatoire ou de flotteurs, chez divers Poissons, est présentée comme une préadaptation possible à la vie terrestre. Cela revient à dire que ces organes ont une véritable homologie embryologique avec les poumons et qu'ils pouvaient servir à respirer avant la mise hors de l'eau des animaux. Car telle est bien la doctrine. S'il s'agit d'un changement de fonction sous l'influence des conditions extérieures, il n'y a pas préadaptation ; et s'il y a préadaptation, il faut que la fonction existe avant que l'organisme rencontre les influences. Or, en ce qui concerne flotteurs ou vessie natatoire, nous demeurons entièrement dans le domaine des conjectures. Les homologies sont incertaines: le conduit pneumatique de la vessie s'ouvre tantôt à la face dorsale,

tantôt à la face ventrale de l'intestin ; le conduit des poumons est toujours ventral. On en peut tirer la conclusion que les vessies natatoires ne sont pas homologues entre elles, et que seules les vessies à conduit ventral seraient préadaptatives ; on peut aussi supposer que les unes et les autres dérivent d'ébauches primitives, comparables, ayant subi une évolution divergente. Mais nous sommes réduits aux hypothèses gratuites. Par contre, ce que nous connaissons du fonctionnement de la vessie n'a aucun rapport avec un fonctionnement respiratoire. Le gaz que la vessie natatoire renferme ne vient pas directement du dehors, il ne concourt nullement à l'oxygénation du sang. Enfin, les relations de la vessie avec l'appareil acoustico-labyrinthique indiquent une signification assez différente. Pour en faire un organe prophétique de la respiration aérienne, nous devrons accumuler des hypothèses dont aucune ne sera fondée ; et d'autant moins que, dans les cas connus de Poissons capables de sortir de l'eau, les *Anabas*, les Périophtalmes, la respiration s'effectue par les branchies ou par un appareil supra-banchial, et la vessie natatoire n'intervient en aucune manière.

Le cas des Annélides syllidiens du genre *Exogone*, proposé par Mesnil et Caullery (1), ne donne guère un meilleur appui à la doctrine. Grâce à la soudure plus ou moins complète de leurs palpes, qui proéminent en avant du prostomium (v. fig. 3), ces animaux ont un mufle qui semble faciliter les déplacements dans un milieu compact. Et précisément, une espèce de ce groupe, *Exogone hebes*, habite la vase argileuse. Dira-t-on que cette manière de vivre a déterminé la soudure des palpes et la formation d'un mufle ? On ne le peut, car si l'on examine les autres espèces du même genre *Exogone*, on constate chez elles une disposition analogue ; chez quelques-unes, même, la soudure des palpes est complète et forme un mufle allongé et conique. Comme ces espèces ne vivent pas dans la vase argileuse, mais parmi les Algues, condition qui ne nécessite guère la formation d'un mufle, les auteurs inclinent à voir dans le mufle une préadaptation préparant l'habitat spécial d'*Exogone hebes*. C'est un raisonnement,

(1) V. p. 33.

et qui serait irréfutable s'il reposait sur quelques prémisses solides. Mais il ne repose guère que sur deux postulats: utilité d'un mufle pour vivre dans la vase argileuse; relations de descendance entre les *Exogone* des Algues et *Exogone hebes*. Or, rien ne prouve que celles-ci descendent de celles-là, et rien ne prouve que l'existence d'un mufle facilite la vie dans la vase argileuse. Pour appuyer une théorie, des affirmations pures ou des suppositions ne suffisent pas.

Si nous nous mettons en quête de faits précis, nous rencontrerons de grandes difficultés, sinon de véritables impossibilités.

Le Puceron lanigère (*Schizoneura laniger*) évolue en Amérique mi-partie sur l'Orme, mi-partie sur le Pommier. Sur l'Orme, naît et se développe une génération sexuée, sur le Pommier une génération parthénogénétique; les deux générations se succèdent et s'engendrent, constituant un cycle fermé. Transporté en France, le Puceron ne se développe plus sur l'Orme et perd sa génération sexuée (1). Etait-il donc préadapté à se passer de l'Orme ? Il en avait évidemment la possibilité, puisqu'il s'en passe effectivement et continue de se multiplier par voie agame; mais cette possibilité ne correspond à aucune nécessité, puisque l'Orme existe en France et que, à ce point de vue, les conditions d'existence ne changent pas. La restriction de régime que ce Puceron subit, et qui détermine la suppression d'une partie du cycle, n'a donc pas pour effet d'établir une concordance avec certaines conditions du milieu. Du point de vue préadaptation, la restriction du régime et la suppression d'une phase du cycle ne se comprennent pas; l'une et l'autre sont manifestement les effets des circonstances actuelles.

Continuant à appliquer le principe de la préadaptation à un certain nombre de cas particuliers, nous allons directement aboutir aux résultats les plus étranges. Comment expliquerons-nous le développement intra-utérin des Mammifères ? Où est la préadaptation qui entraîne la mère à

(1) P. Marchal. Rapport du service des Epiphyties. *Ann. des Epiphyties.* V, 1918.

conserver l'œuf dans son organisme ? Est-ce la perte du vitellus nutritif, est-ce l'existence d'un placenta ? Quelles sont, au surplus, les conditions de vie qui exigent une gestation ? Où se trouve la disposition initiale qui puisse passer pour l'amorce de cette gestation ? Toutes ces questions demeurent forcément sans réponse.

Elles le demeurent dans un grand nombre d'autres cas, dans l'ensemble de tous les cas. Beaucoup d'entre eux, d'ailleurs, soulignent particulièrement l'impuissance de la doctrine : dira-t-on, par exemple, en quoi et comment les Cestodes étaient préadaptés à mener la vie parasitaire. Leurs ancêtres avaient-ils perdu le tube digestif et, l'ayant perdu, se sont-ils mis *volontairement* en quête d'un intestin de Vertébré dans lequel ils puissent vivre ? Ou bien la perte du tube digestif n'est-elle que la conséquence de la propriété de pouvoir se nourrir d'une autre manière, tout comme l'allongement des antennes, chez les cavernicoles, serait la conséquence de l'impossibilité de voir ? Nous allons ainsi d'une impasse dans une autre et, circulant dans ce dédale, nous ne rencontrons aucune issue.

A l'analyse, la théorie de la préadaptation se résout donc en un simple mot dénué de sens, à moins qu'elle ne soit un jeu de mots. Dans tous les cas, elle ne renferme rien. Prétendant s'opposer au néo-lamarckisme, elle en conserve la même conception fondamentale, lui empruntant les mêmes explications en se bornant à les retourner de bout en bout. Tandis que le néo-lamarckisme conçoit une relation de cause à effet entre les dispositions anatomiques et le milieu, et de telle sorte que le milieu détermine des dispositions constamment adéquates aux conditions de vie, le préadaptationnisme voit une relation nécessaire entre certaines dispositions et certains milieux, mais il admet que la disposition cherche le milieu. Les néo-lamarckiens appliquent mal un principe exact, les préadaptationnistes font usage d'un principe sans valeur: ceux-ci admettent une transformation préalable, sur l'origine de laquelle ils ne font aucune hypothèse; ceux-là admettent, au contraire, un déterminisme précis, mal conçu peut-être, mais intelligible. Les premiers renoncent donc à chercher, ils

renoncent à comprendre, ce qui est la négation même de toute science.

Certes, il est facile de dire qu'un organisme possède en puissance la faculté de vivre dans des conditions données. Lorsque le *Lecanium corni* passe du Cornouiller sur le Robinier ou sur la Glycine, et qu'il y prospère, lorsque l'*Artemia salina* passe d'une eau salée à une eau sursalée ou à une eau dépourvue de sel, nous pouvons toujours dire que ces animaux sont préadaptés à ce changement de régime. Mais, disant cela, nous employons simplement un langage vicieux et qui revient à exprimer une évidence. Toute substance vivante, en effet, a des propriétés diverses qui se manifestent dans des conditions déterminées. Ces propriétés sont plus ou moins nombreuses, elles comportent donc des possibilités plus ou moins nombreuses, pour l'organisme, de supporter le passage d'une condition dans une autre. En tout cela, il n'y a aucun mystère; mais il n'y a, non plus, aucune explication: il y a une simple constatation. Qu'un organisme soit capable de vivre ici ou là, nous n'en tirons aucun renseignement sur les causes qui l'ont précisément amené ici ou là, et nous continuons d'ignorer le phénomène tout entier.

Ce qui est vrai dans le cas particulier des cavernicoles, le demeure pour tous les autres cas. En établissant, en croyant établir, que les animaux vivant dans un certain milieu dérivent d'animaux semblables vivant dans un autre milieu, à peine différent du premier quant à son essence, nous déplaçons le problème, sans projeter sur lui la moindre lumière, sans augmenter en aucune façon nos connaissances à son sujet. La question fondamentale reste et se pose toujours de la même manière: sous quelle influence s'effectue la transformation qui prépare à un autre genre de vie ? Elle ne peut être un changement spontané, phénomène inconcevable, et deux hypothèses se présentent seules: ou l'intervention d'une puissance extra-terrestre qui opère le changement et conduit l'être vers le milieu convenable, ou l'influence du milieu.

La première hypothèse fait appel à une notion qui dépasse le domaine des investigations positives; il faut l'admettre ou la repousser sans preuve et sans raison; si nous l'admettons

nous n'avons plus qu'à constater et à nous incliner: mais alors la préadaptation porte un autre nom, elle est la prédestination.

La seconde hypothèse est d'ordre scientifique; et c'est précisément celle-là que nie la préadaptation. Dès lors la préadaptation se place en dehors du domaine scientifique; elle apporte au problème à résoudre moins encore que la théorie à laquelle elle prétend se substituer.

Et finalement nous nous retrouvons au point de départ, devant l'interprétation néo-lamarckienne ou devant l'interprétation darwinienne, également incapables d'expliquer la concordance entre les dispositions morphologiques et les conditions de vie. Nous bornerons-nous, alors, à une simple constatation et renoncerons-nous à comprendre ?

CHAPITRE II

L'ILLUSION DE LA CONCORDANCE

Avant d'avouer notre impuissance et de consentir à ce que la biologie ait uniquement pour rôle de cataloguer des faits accumulés, il faut procéder à une nouvelle analyse de la concordance entre la forme des organismes, leur fonctionnement d'une part et leurs moyens d'existence d'autre part ; il faut essayer de pénétrer l'essence même de cette concordance.

Telle qu'on la conçoit généralement, elle procède d'une interprétation, et celle-ci procède à son tour d'une vue limitée des phénomènes. Par prétérition, on admet que la conformation des organismes, dans l'ensemble comme dans le détail, correspond d'une manière strictement adéquate aux conditions dans lesquelles ils vivent ; on en déduit aussitôt l'existence d'une relation nécessaire et exclusive entre cette conformation et ces conditions. Par suite, on considère cette conformation comme nécessairement parfaite. Toutes les écoles partent du même point de vue et aboutissent à la même conclusion.

Pour prendre des chemins différents, elles n'en arrivent pas moins à tourner dans le même cercle. Indéfiniment, elles passent de l'hypothèse qui établit la concordance à celle qui déclare cette concordance nécessaire et exclusive. L'une donne à un milieu tout puissant le pouvoir de modeler l'organisme à son image, les autres accordent à l'organisme les moyens de choisir, parmi les dispositions ou les fonctionnements qu'il possède, ceux-là même qui s'ajustent parfaitement à certaines conditions. Irréductibles en apparence, ces deux points de vue se concilient dans la même faute de raisonnement née de la même illusion.

Car, en réalité, victimes d'une illusion collective, nous attribuons un caractère de perfection à toutes les dispositions

anatomiques, à tous les fonctionnements, parce que nous voyons les organismes vivre et se perpétuer, parce que nous supposons qu'ils vivent et se perpétuent dans les meilleures conditions. Nous parlons de formes nageuse, fouisseuse, marcheuse, comme si nager, fouir, marcher exigeait une conformation et des organes définis; à toute conformation nous attribuons un emploi et, volontiers, un but. L'absence des yeux chez les cavernicoles nous paraît être l'expression d'une harmonie véritable, aussi bien que l'absence des pattes chez les Serpents, la présence des ailes chez les Oiseaux et les Insectes ou les nageoires chez les Poissons. Mais nous ne sommes pas autrement surpris, et notre vision d'harmonie n'est nullement troublée, par l'existence de Reptiles munis de pattes ou d'Oiseaux presque privés d'ailes, d'Insectes aptères, d'animaux aquatiques nageant sans nageoires.

Ces oppositions qui devraient nous frapper ne nous frappent pas. L'illusion dure, tenace, fortifiée par toute notre éducation, par toutes les affirmations dogmatiques qui ont enveloppé notre enfance. Essayons donc de nous y soustraire.

Chaque fois que nous comparons la conformation extérieure et la manière de vivre des organismes aux conditions du milieu dans lequel ils vivent, nous constatons entre elles un certain rapport. La constatation nous émerveille, elle nous surprend tout au moins, sans que nous songions à raisonner notre surprise. Or, elle n'a pas de motif valable. Si les conditions du milieu ne s'accordaient pas avec les organismes, ceux-ci ne vivraient pas, ils ne pourraient pas vivre et disparaîtraient rapidement. Nous constatons, en somme, que ces organismes persistent et se perpétuent: c'est la première constatation, et la seule, que nous soyons immédiatement en droit de faire. Analysant ensuite les conditions diverses du milieu considéré, sommes-nous amenés à penser qu'à ces conditions correspond une certaine organisation et qu'une seule y correspond? La quasi-unanimité des naturalistes admet cette sorte d'identité entre une organisation déterminée et un certain ensemble de conditions; mais, victime d'apparences pures, elle commet une erreur considérable. L'erreur ressort déjà de la simple comparaison d'organismes différents vivant dans les mêmes conditions, car nous constatons aussitôt

que les dispositions les plus variées correspondent à ces conditions. Les animaux aquatiques ne flottent ni ne nagent par le même moyen et n'affectent pas tous la même forme; d'aucun des moyens ni d'aucune des formes, on ne peut dire qu'ils soient spécifiquement aquatiques et natatoires. Les Poissons affectent des formes qui vont de la sphère au cylindre très allongé en passant par la forme lancéolée et discoïdale; les Méduses flottent et se déplacent malgré leur disposition en ombrelle; la forme des Tuniciers pélagiques ne paraît pas spécialement adéquate à ce genre de vie; ils se déplacent, comme les Méduses, au moyen de contractions violentes de la paroi du corps. Quant aux Insectes aquatiques, ils revêtent toutes les formes.

Aisément nous ferions des constatations analogues si nous comparions, de la même manière, tous les organismes vivant dans des conditions de milieu comparables. Ces constatations prouvent, tout d'abord, que nous avons le plus grand tort d'établir une correspondance exclusive entre une certaine disposition et un certain milieu; visiblement, plusieurs dispositions, semblables ou différentes, correspondent à ce milieu et y correspondent simultanément. L'interprétation courante, d'où qu'elle provienne, néo-lamarkienne, darwinienne, weismanienne, néglige complètement l'organisme et se préoccupe seulement du milieu: or, l'analyse, même superficielle, montre précisément que les organismes ne se plient pas d'une manière uniforme aux conditions du milieu; chacun d'eux possède une disposition qui lui est propre.

Mais cette nouvelle constatation ne saurait nous suffire. Poursuivant notre analyse, nous prendrons une à une chacune de ces dispositions et, la confrontant avec les conditions auxquelles elle correspond, nous examinerons si elle y correspond parfaitement, si elle est la disposition très exactement adéquate à ces conditions, si elle n'y correspond que d'une manière approchée, si, d'aventure, elle n'y correspondrait qu'assez imparfaitement. Ces constatations une fois faites, nous toucherons de très près à la solution du problème qui nous retient.

Or, examinées de ces points de vue, les dispositions morphologiques et les fonctionnements apparaissent bientôt sous un jour tout nouveau. Pour un grand nombre d'entre

eux, on arrive à se convaincre que la concordance admise existe uniquement dans notre esprit; nous portons un jugement dicté par une idée préconçue et nous vivons vraiment dans une illusion permanente. Quelques exemples le montreront d'une façon péremptoire.

Soit, en premier lieu, l'expérience d'Edmond Bordage (1), consistant à planter des Pêchers dans une partie de l'île de la Réunion où les saisons font défaut. Les feuilles caduques durent de plus en plus longtemps; un moment vient où celles de l'année précédente persistent encore quand les nouvelles apparaissent. Le feuillage devient ainsi persistant, subpersistant tout au moins. Qu'il faille attribuer ce résultat à l'influence d'un climat relativement uniforme, nous n'en doutons pas; mais nous sommes également très tentés de penser que la persistance du feuillage convient *seule* à ce climat et, volontiers, nous le considérerions comme une « adaptation » à l'absence de saisons. Or, la conclusion dépasserait sensiblement les faits; et si nous l'émettions, tout se passerait comme si nous modelions l'organisme sur notre interprétation personnelle des effets de l'interaction du complexe organisme × milieu. Parce qu'un climat dépourvu de saison nous semble devoir provoquer des échanges toujours comparables à eux-mêmes, nous admettons que tout végétal vivant dans ce climat doit cesser de perdre ses feuilles. Mais nous ne tenons pas compte de l'organisme, nous oublions que l'interaction des parties, tissus, cellules, molécules, peut fort bien entraîner l'accumulation de déchets ou tout autre changement et déterminer, par suite, un fonctionnement cyclique.

Dès lors, la dénudation périodique de l'arbre se conçoit aussi bien, dans les contrées sans saisons, que la permanence de son feuillage; on conçoit fort bien une succession de processus physico-chimiques s'engendrant nécessairement et provoquant, à un moment donné, la chute des feuilles. Ce cycle existe, d'ailleurs, puisque les feuilles tombent, d'abord d'une façon assez précoce, puis de plus en plus tard, mais toujours périodiquement: les arbres n'en souffrent

---

(1) Edmond Bordage. A propos de l'hérédité des caractères acquis. *Bull. sc. Fr. Belg.*, 1910.

pas, ils persistent et grandissent. Le cycle ne disparaît même jamais entièrement; la période d'inactivité du végétal se raccourcit, puis disparaît, en raison de la continuité des échanges analogues, de sorte qu'une nouvelle période recommence au moment où la précédente finit. On ne peut dire, toutefois, que la pérennité du feuillage corresponde exclusivement à la pérennité des conditions.

La preuve en est fournie, du reste, par l'observation des organismes uni-cellulaires. Woodruff (1) a constaté une refonte périodique de l'appareil nucléaire d'Infusoires élevées en milieu constant, en dehors de toute conjugaison. En dépit de la permanence des conditions extérieures, l'organisme subit une variation périodique qui résulte des conditions même de la nutrition. Au surplus, il ne faut pas oublier que des plantes à feuillage persistant vivent normalement dans les climats tempérés où alternent les saisons; et ce fait complète la démonstration.

La structure de la rétine des Oiseaux donne également lieu à une interprétation arbitraire. On sait que l'article externe des cônes renferme un élément sphérique, une « boule », colorée en jaune ou en rouge, ou incolore (fig. 6). Envisageant l'ensemble des Oiseaux, attribuant à tous une rétine construite sur le même modèle, dont tous les cônes renfermeraient une boule *colorée*, les naturalistes considèrent ces boules comme un « écran protecteur » permettant aux Oiseaux diurnes d'affronter une lumière excessive: ces boules réaliseraient une « adaptation » à la lumière. L'interprétation semble d'autant plus légitime que les cônes des Oiseaux nocturnes (Chevêche, Hulotte) renferment exclusivement des boules incolores ou jaune pâle, ce qui correspondrait à la nécessité, pour ces Oiseaux, d'utiliser toute la lumière crépusculaire. Peut-on concevoir adaptation plus stricte, concordance plus remarquable entre la nécessité de voir et les dispositions anatomiques ?

L'interprétation, néanmoins, n'est encore qu'un cercle vicieux; si les boules jouent un rôle dans la vision, elles ne jouent pas celui que les naturalistes leur attribuent. Rochon-

(1) Woodruff. So called conjugating and non conjugating races of *Paramœcium. J. exp. Zool.*, 1914.

Duvigneaud remarque, en effet, que la rétine des Mésanges, des Roitelets et d'autres insectivores, renferme de nombreuses boules incolores. Ces Oiseaux, pourtant, vivent en plein jour

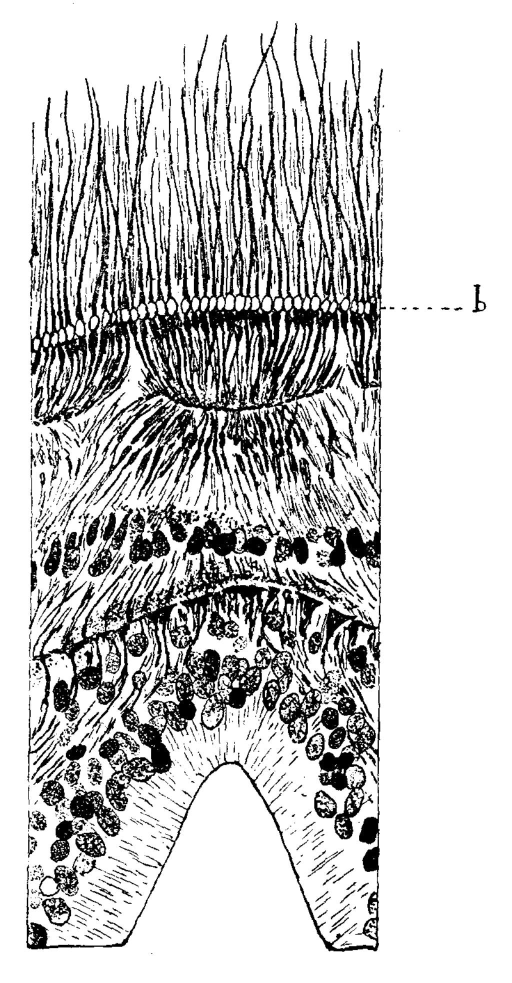


Fig. 6. — Rétine d'oiseau, b. Boules colorées dans les cônes, d'après ROCHON-DUVIGNEAUD.

et risquent, comme tous les autres, d'être éblouis par le grand soleil. Bien mieux, la rétine du Martinet, Oiseau diurne, possède des cônes très fins, exclusivement pourvus de boules

incolores ou jaune très pâle (1). Cela n'empêche pas le Martinet de voler sans arrêt et de capturer sa nourriture au vol, manifestant ainsi le bon fonctionnement de ses yeux, en dépit de l'absence d'un « écran protecteur ». Nous n'avons donc aucune raison valable pour affirmer l'existence d'une relation étroite de cause à effet entre cette disposition anatomique et les conditions d'existence ou inversement.

Un autre fait, non moins remarquable, nous est fourni par des Insectes aquatiques, les Dytiques (fig. 7). Les mâles ont une disposition très caractéristique des tarses des pattes antérieures: les trois premiers articles sont fortement dilatés et la face plantaire porte une ventouse. Les femelles n'ont rien de semblable; par contre leurs élytres sont fortement

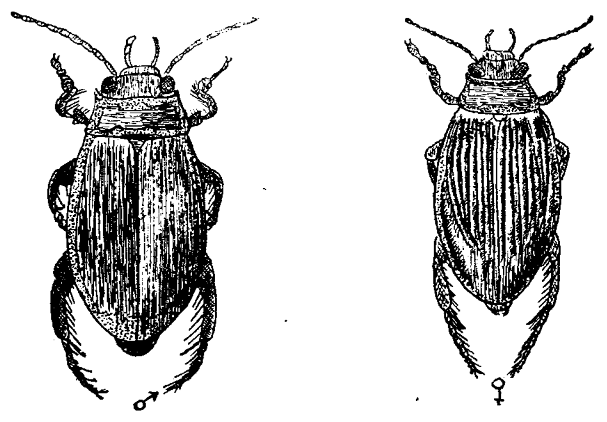


Fig. 7. — *Dytiscus marginalis,* mâle et femelle.

striées en long. Ces deux dispositions, dilatation des tarses et ventouses des mâles, striation des élytres de la femelle, ont paru complémentaires; elles passent pour une adaptation réciproque, de nature à faciliter l'accouplement: les mâles posséderaient un appareil de fixation fonctionnant dans les meilleures conditions sur une surface striée. Comment ne pas voir, en effet, une correspondance étroite entre les deux sexes ?

---

(1) A. Rochon-Duvigneaud. Quelques données sur la fovea des Oiseaux, *Annales d'oculistique,* 1919.

L'étude précise des faits ne laisse rien subsister de cette interprétation. Et d'abord, on constate que toutes les femelles n'ont pas des élytres striées. Dans l'espèce la plus répandue, *Dytiscus marginalis*, existent deux formes de femelles, les unes à élytres striées, les autres à élytres lisses. Ces dernières ne sont pas une exception rare: bien au contraire, elles dominent dans la Russie méridionale, tandis que les premières dominent dans l'Europe occidentale, et que les deux formes se mélangent aux confins des deux habitats. Ce fait à lui seul indique que la striation correspond à des conditions d'ordre général, plutôt qu'à une nécessité hypothétique de l'accouplement. Et cette indication trouve un solide appui dans le fait que les femelles de deux autres espèces, *Dytiscus circumflexus* et *Dytiscus circumcinctus*, ont les élytres constamment lisses, sauf exception (1). Affirmer que la striation s'accorde étroitement avec le mode d'accouplement dépasse donc sensiblement les constatations positives, et d'autant plus que les tarses des mâles se fixent aussi bien sur des élytres lisses que sur des élytres striées. Il n'en peut être autrement, puisque les espèces à élytres lisses se reproduisent abondamment et d'une façon constante. Du reste, Wintrebert, et d'autres avec lui, a fort bien vu *Dytiscus pisanus* appliquer ses tarses antérieures sur les yeux de la femelle, surface lisse, et les déplacer constamment, ce qui implique un rôle de fixation bien spécial (2).

Et ce fait conduit à se demander si la dilatation des tarses correspond vraiment à une nécessité de l'accouplement. Rien n'est moins sûr. Un très grand nombre d'Insectes des deux sexes adhèrent aux surfaces lisses quelles qu'elles soient, et y adhèrent fortement, montant le long d'une surface verticale grâce à la présence de poils adhésifs, peut-être de glandes à sécrétion spéciale s'ouvrant à la face plantaire de leurs tarses. Ceux-ci ne sont pas dilatés, en général. Tous ces animaux s'accouplent de la même manière, bien que les

---

(1) A. Preudhomme de Bore, Notice sur les femelles à élytres lisses de *Dysticus marginalis*. *Ann. Soc. ent. belge*, 1869.

(2) J. Chatanay. Sur la tarse des Dytiscides, *Ann. Soc. ent. Fr.* 1910; Wesenberg-Lund pense que les cannelures aideraient les femelles à flotter, mais on ne voit guère le sens de l'hypothèse, qui tombe, d'ailleurs, sous les mêmes objections décisives que l'autre hypothèse (Wesenberg-Lund, *Biologische Studien über Dytisciden. Int. Rev. der gesamte hydrobiol*, 1912).

téguments des femelles soient, parfois, remarquablement lisses. Suivant toute évidence, la présence de poils adhésifs entraîne l'Insecte à adopter une certaine attitude pendant l'accouplement; mais celui-ci s'effectuerait, et s'effectue de toute autre manière, en l'absence des poils. Quand ils existent, ils interviennent dans l'accouplement, sans avoir avec lui la moindre relation de cause à effet; la dilatation n'ajoute rien, ou pas grand'chose. Chez les Dytiscides mâles, la dilatation nous impressionne, mais sa signification ne diffère certainement pas de celle de la dilatation du 3e article des tarses, que l'on observe chez d'autres Insectes aquatiques, les Hydrophiles mâles. C'est une expansion latérale, sans valeur fonctionnelle marquée, qui n'augmente nullement la capacité d'adhésion en général, et d'adhésion à la femelle en particulier. L'interprétation courante résulte donc, à coup sûr, d'une pure illusion.

L'illusion se retrouve encore dans les cas les plus classiques, dans ceux-là même où la concordance entre les dispositions anatomiques et les conditions de vie paraît s'imposer, sans aucune discussion. Les pieds palmés des Oiseaux, palmipèdes et échassiers, et ceux d'autres animaux, passent pour une adaptation si directe, si évidente à la vie aquatique que l'on ose à peine émettre à ce sujet une hypothèse contraire. Osons, pourtant, envisager cette hypothèse contraire: tout aussitôt des faits arrivent en nombre, qui ne cadrent plus avec l'interprétation classique. Sans doute, les Oies, les Canards, les Sarcelles, les Cygnes ont des pieds largement palmés et qui remplissent le rôle d'organe de propulsion; sans doute encore, ces Oiseaux vivent constamment aux abords de l'eau ou sur l'eau: mais ils n'effectuent pas de grands déplacements à la nage. Les Canards sauvages, les Oies sauvages passent une partie du temps sur le sol; même, les Oies s'éloignent des marais, vont dans les prairies voisines où elles mangent; pourtant elles ne marchent pas très vite, ni avec légèreté, et l'on croirait volontiers qu'elles marchent péniblement. Quant aux Cygnes, ils demeurent presque toujours sur l'eau, mais ils flottent plutôt qu'ils ne nagent; leurs pattes palmées ne leur servent à aller ni loin ni vite; ils barbotent dans l'eau ou dans la vase, se nourrissant surtout de végétaux. Lorsque ces divers Oiseaux changent de région, ils ne prennent pas la

voie de l'eau; peut-être sont-ils bons nageurs, ils sont surtout excellents voiliers et, en dépit de la conformation spéciale de leurs pattes, prennent constamment la voie des airs.

D'autres Palmipèdes, conformés d'une manière analogue, n'utilisent pas mieux leur conformation. Les Mouettes volent pendant la plus grande partie de la journée; réunies en troupes, elles happent sans se poser les proies diverses, mortes ou vivantes, qui flottent à la surface de l'eau; souvent elles suivent les embarcations et saisissent à la volée les miettes, les débris divers qu'on leur jette. Quand elles se posent sur l'eau, toujours en troupe, elles nagent sans activité, se déplacent peu et tout se passe comme s'il s'agissait pour elles d'une période de repos. Les Thalassidromes se comportent d'une façon très comparable; ils volent avec une grande vitesse en rasant la surface de l'eau et saisissent Crustacés, Poissons ou autres animaux qui émergent un peu ou se trouvent à leur portée immédiate. Eux aussi sont des Oiseaux voiliers, d'excellents voiliers, plutôt que des Oiseaux nageurs.

Ce n'est pas tout. Si l'on admet que les pieds palmés sont une adaptation, l'*adaptation* des Oiseaux à la vie aquatique, que signifient les pieds palmés à membrane partielle ou incomplète ? Or, toutes les transitions existent entre le pied largement palmé du Canard et le pied dépourvu de membrane (fig. 8). L'Avocette possède une membrane échancrée. *Podiceps cristatus* est fissipalmé, *Fulica atra* a une membrane lobée, *Mycteria senegalensis* n'a qu'une courte membrane. Les Chevaliers (*Tringa hypoleucrus, Terythropus*) n'ont également qu'une membrane très peu marquée. Ces intermédiaires morphologiques ne coïncident nullement avec un genre de vie intermédiaire, et, notamment, l'Oiseau fissipalmé nage et plonge aussi bien que le Phaëton dont les quatre orteils sont réunis par une large membrane. On ne saurait donc parler de degrés dans l'adaptation.

Ces données précises ne fournissent pas toutefois une démonstration complète. A l'affirmation que les pieds palmés concordent tout spécialement avec les conditions de la vie aquatique, il faut opposer le fait crucial montrant que l'absence complète de membrane concorde également avec les mêmes conditions, que la possibilité de nager, de nager vite, n'implique pas l'existence d'une membrane reliant les

phalanges. Plusieurs Rallidés, Echassiers à courtes pattes, notamment *Rallus aquaticus* (Râle d'eau) et *Gallinula chlorops* (Poule d'eau), mènent exactement le même genre de vie que les Canards ou les Sarcelles ; ils habitent les

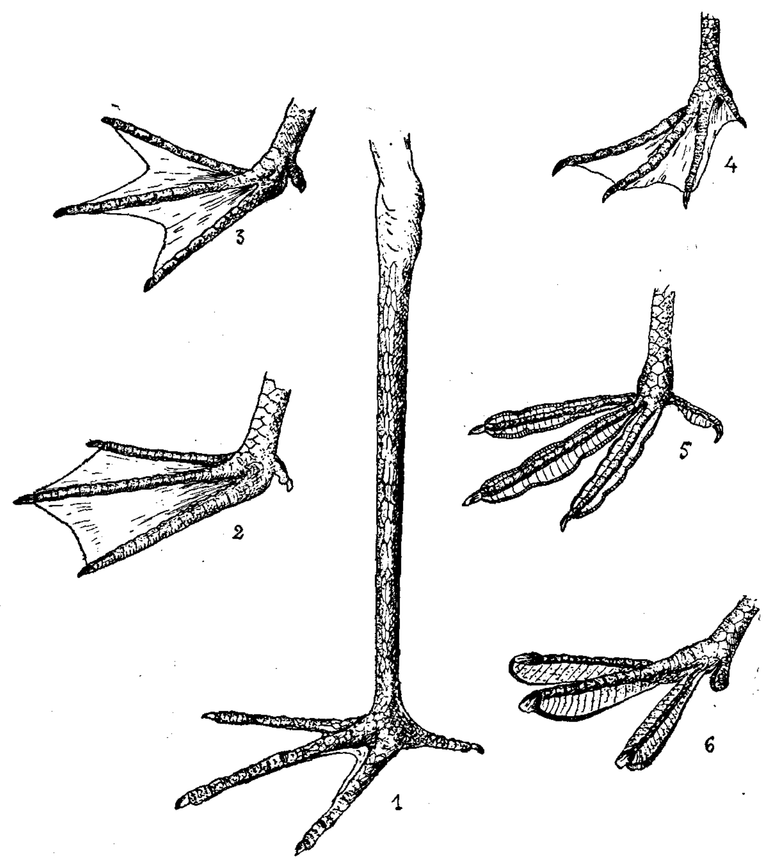


Fig. 8. — Pattes d'oiseaux : I. Mycteria senegalensis; II. Mergus merganser ; III. Recuvirostra avocetta ; IV. Phaeton œthereus ; V. Fulica atra; VI. Podiceps cristatus.

marécages et se mettent fréquemment à l'eau. A l'opposé des Canards et des Sarcelles, ils volent peu et lourdement ; ils marchent facilement sur terre ferme ; dans l'eau, ils nagent et plongent avec rapidité. Leurs doigts pourtant sont libres et

nous produisent l'effet d'un médiocre appareil de propulsion. Un Echassier exotique, *Hydrophasianus chirurgius*, nage également très bien, quoique ses doigts soient libres, longs et effilés. Les Charadriidæ, Oiseaux aquatiques, ont les doigts libres ou très peu palmés.

Inversement, des Oiseaux terrestres, voire arboricoles et percheurs, ont les pieds palmés, au moins autant qu'un certain nombre des Oiseaux aquatiques que je viens de mentionner. Diverses races de Poules domestiques et les Dindons, ont une membrane qui réunit les orteils sur toute la longueur de la première phalange ; c'est encore le cas du Pigeon ramier (*Columba palumbus*), du Faisan commun (*Phasianus colchicus*), de la Perdrix bartavelle (*Coccabis saxatilis*), ou encore de l'Engoulevent (*Caprimulgus europœus*).

Et si, des Oiseaux, nous passons aux Reptiles aquatiques et aux Batraciens, nous constatons des faits non moins remarquables. Les Crocodiles, qui vivent continuellement dans l'eau et nagent avec activité, n'ont pas de membranes aux pattes thoraciques, ils en ont une, entière, aux pattes postérieures; et pourtant, les pattes thoraciques jouent, dans la natation, un rôle aussi important que les pattes abdominales. Mieux encore, les Alligators, qui ont le même genre de vie, sont également dépourvus de membrane aux pattes thoraciques, mais ils n'ont qu'une membrane incomplète, tout à fait rudimentaire, aux pattes abdominales.

De même, les Batraciens urodèles sont généralement dépourvus de membrane aux membres antérieurs, et tous n'en ont pas aux membres postérieurs; tel est en particulier le cas de *Molge alpestris*, celui de tous les Tritons qui est le plus constamment dans l'eau; les orteils de *Molge vulgaris* mâle sont lobés au moment de la reproduction, tandis que ceux de la femelle restent libres. Tous ces animaux mènent une vie aquatique, au moins pendant la période d'accouplement et de ponte, et il apparaît bien que la palmature de leurs doigts ou de leurs orteils n'a pas plus de rapports avec le mode d'existence qu'elle n'en a chez les Oiseaux. D'ailleurs, certaines espèces, comme *Spelerpes fuscus*, à vie exclusivement terrestre, ont les orteils palmés sur la moitié de la longueur, ce qui complète le parallélisme avec les Oiseaux.

Le parallélisme se retrouve également chez les Batraciens

anoures, dont les orteils sont toujours réunis par une membrane sur une longueur variable, même quand ils mènent une vie exclusivement terrestre comme *Alytes obstetricans*. Dans ce cas, sans doute, et dans celui de *Spelerpes fuscus*, on peut dire qu'il s'agit d'animaux descendant de Batraciens aquatiques; mais l'argument ne s'appuie sur aucun élément de preuve. Même il souligne l'absence de tout rapport entre les dispositions morphologiques et le genre de vie, puisqu'il tendrait à laisser croire que les animaux devenus terrestres conservent l'adaptation des animaux aquatiques.

On ne peut donc vraiment pas dire que l'existence d'une membrane interdigitale soit une disposition adéquate et nécessaire à la vie aquatique. Visiblement, la concordance établie par les naturalistes, et qui prend à leurs yeux la valeur d'un fait démontré, repose sur une interprétation arbitraire. Parmi les Oiseaux munis d'une membrane interdigitale, les uns sans doute, tels que l'Eider (*Somateria*), sont presque exclusivement nageurs et plongeurs, ils marchent et volent mal; mais d'autres, conformés d'une manière analogue, mènent une vie aquatique très mitigée, ils volent et marchent plus souvent qu'ils ne nagent. D'ailleurs l'absence de toute membrane n'entraîne pas l'impossibilité de nager et de plonger facilement et vite.

Du même coup, tombe l'idée que les pieds palmés auraient également pour effet de permettre aux Oiseaux aquatiques de progresser sur des terrains mous sans s'y enfoncer. Ici encore, Râles et Poules d'eau s'opposent aux Palmipèdes. Une fois de plus, la concordance supposée entre dispositions anatomiques et genre de vie dérive d'une idée préconçue.

A cette idée préconçue, nous voilà contraints de renoncer. Certes, reconstituer le genre de vie d'un organisme par le simple examen de sa morphologie est une grande tentation. Bien des naturalistes y ont succombé et y succombent, tirant sans arrière-pensée des conclusions fermes du simple examen d'un organisme mort. Les faits qui précèdent nous rendent circonspects; et nous le deviendrons plus encore si nous en examinons quelques autres un peu différents.

La vue d'un organisme aplati, comprimé dans le sens dorso-ventral, suggère aussitôt l'idée d'un mode de vie spécial.

L'aplatissement ne permettrait-il pas à l'animal de s'insinuer dans les fentes, dans les interstices étroits ? Evidemment, il en advient parfois ainsi ; tout animal que les influences extérieures conduisent à pénétrer dans une cavité quelconque le fera d'autant mieux qu'il trouvera un plus grand nombre d'orifices à sa taille. S'ensuit-il que l'aplatissement soit une « adaptation » aux fentes étroites ? La comparaison de deux Insectes aquatiques, des Hémiptères, habitant les mêmes mares, fournit aussitôt la réponse. Tous deux ont le corps fortement aplati ; l'un, *Aphelocheirus œstivalis* vit entre les pierres, se meut rapidement en marchant sans nager (fig. 9) ; l'autre, *Nepa cinerea,* ne vit jamais sous les pierres, elle se déplace lentement au fond de l'eau (fig. 37).

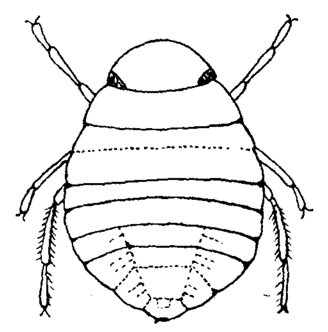


Fig. 9. — *Aphelocheirus œstivalis.*

Penserons-nous alors que l'aplatissement du corps correspond à une forme spécialement « adaptée » à la nage ? mais aucun des deux Insectes ne nage. Le morphologiste n'en sera peut-être pas surpris pour la Nèpe, qui n'a pas de pattes « natatoires » ; il en sera confondu pour *Aphelocheirus,* car les appendices postérieurs de cet Insecte ont tout à fait l'aspect « natatoire ».

Des appendices « natatoires » existent aussi chez les Annélides et leur présence suggère l'idée d'une vie pélagique. Même, la multiplication de ces soies « natatoires » à certaines périodes de la vie, chez diverses espèces, semble venir à l'appui de cette manière de voir. La multiplication des soies coïncide, on le sait, avec la maturation des produits sexuels ;

elle porte sur une partie du corps d'un individu (fig. 10), ou bien caractérise un individu sexué qui dérive, par bourgeonnement, d'un individu asexué possédant beaucoup moins de soies. Ces soies supplémentaires passent pour donner à l'animal de grandes facilités de déplacement: aussi les naturalistes admettent-ils que les formes sexuées sont pélagiques. La rencontre des sexes, la dissémination des produits sexuels et, partant, la dissémination de l'espèce, se trouveraient assurées par ce mode d'existence. A la multipli-

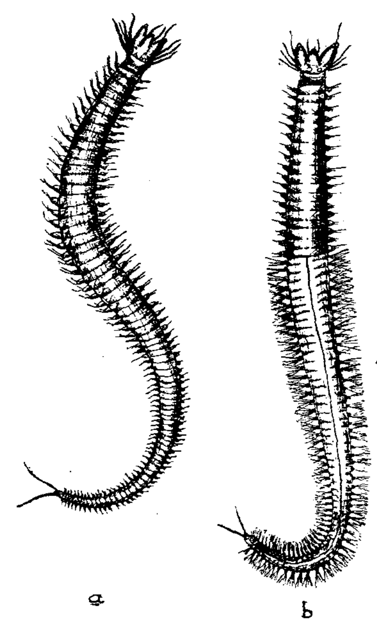


Fig. 10. — Multiplication des soies chez les Annélides, à gauche) *Nereis* asexuée; à droite) *Nereis* sexuée à soies multipliées sur les deux tiers postérieurs du corps.

cation des soies s'ajouteraient, d'ailleurs, des yeux plus volumineux et des organes tactiles supplémentaires, toutes modifications marquant une indubitable « adaptation » à la vie pélagique.

Que ces transformations s'accompagnent parfois d'un changement dans la manière de vivre, on peut l'admettre;

mais que le changement soit nécessairement lié aux transformations, et de telle manière que, de la constitution, on ait le droit de conclure à ce mode d'existence, voilà qui dépasse les données de l'observation et de l'expérience. L'étude du comportement des formes asexuées et sexuées de *Myrianida pinnigera* en fournit la preuve péremptoire: la forme asexuée, Annélide *sédentaire*, se déplace en rampant, dans les régions non éclairées, à la face inférieure des pierres légèrement surélevées au-dessus du fond ; les formes sexuées, qui en dérivent, se comportent exactement de la même manière ; elles possèdent pourtant des soies bien développées ; elles peuvent même nager. Si on les excite, soit en projetant sur elles des rayons lumineux, soit en agitant le milieu, elles nagent et s'élèvent vers la surface de l'eau, puis elles retombent au fond. En fait, les Myrianides sexuées n'utilisent leurs soies « natatoires » que très exceptionnellement, et leur éthologie ne correspond pas à la morphologie comprise d'une certaine manière (1). Et ce cas n'est pas isolé. Inversement, d'autres Annélides, *Amblyosyllis*, *Sphærosyllis*, *Odontosyllis*, *Exogone*, etc., bien que dépourvus de soies « natatoires », mènent une vie errante et nagent au moyen de mouvements ondulatoires. Rien, dans leur constitution anatomique, n'indique ces conditions éthologiques ; tout semble indiquer, au contraire, un mode de vie différent.

Tout semble également l'indiquer pour bien d'autres animaux. Quiconque examine le corps d'un Serpent ne manque pas de penser que cet animal rampe sur le sol et nul ne songe à le prendre pour un animal nageur. Bien des Serpents nagent, pourtant, vont fréquemment à l'eau et s'y comportent comme dans leur milieu « naturel ». La Couleuvre à collier (*Tropidonotus natrix*) se jette à l'eau en poursuivant une Grenouille, elle nage très vite en maintenant sa tête au-dessus de la surface ; la Couleuvre vipérine (*Tropidonotus viperinus*) est un véritable Serpent aquatique, vit plus souvent dans l'eau que hors de l'eau. Ces Reptiles nagent au moyen de mouvements ondulatoires ; ils n'ont aucun organe spécial et ne se distinguent en rien des Couleuvres à mœurs terrestres

(1) L. Dehorne, Comportement des formes agames et sexuées de la Myrianide, *Bull. biol. France et Belgique*, 1918.

(*Zamenis viridiflavus, Coluber scalaris, Coluber longissimus, Coronella girundica*, etc.).

Pour peu que l'on porte son attention sur les diverses « adaptations », on multiplie aisément les constatations du même genre. Récemment, D. Keilin a cru remarquer une concordance étroite entre la constitution du pharynx des larves de certains Diptères et le régime de ces larves. Le plancher du pharynx des larves saprophages porte des côtes chitineuses longitudinales, tandis que celui des larves parasites est complètement lisse (fig. 11). Le régime saprophage nécessiterait sans doute une filtration que ne nécessiterait pas l'absorption des sucs (1). Cette constatation conduit son auteur à redresser les faits connus touchant les mœurs de diverses larves. Telles qui passaient pour saprophages ont été, du coup, considérées comme carnivores: la constitution du pharynx devient un critère sûr. Mais les exceptions ne tardent pas à surgir. Voici des larves vivant dans des fruits ou des tissus végétaux et des larves mineuses de feuilles dont le pharynx

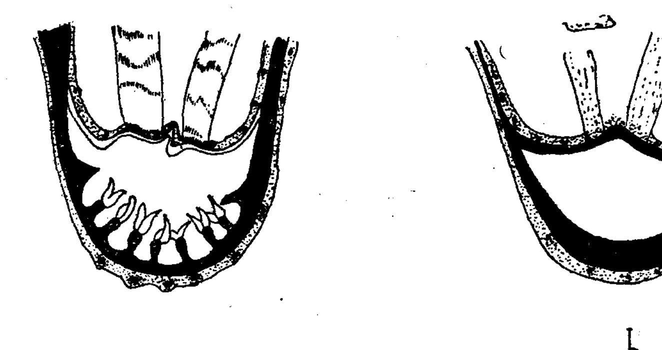


Fig. 11. — Pharynx de larves de Diptères : *a*) Pharynx à côtes; *b*) Pharynx lisse, d'après KEILIN.

possède des côtes bien développées (2). L'anatomie ne renseignerait-elle plus sur l'éthologie ? Il suffirait d'admettre que les tissus végétaux sont absorbés à l'état de décomposition et, du coup, des larves phytophages se transformeraient en

(1) D. Keilin, *op. cit.* p. 128.
(2) D. Keilin et Picado, Biologie et morphologique larvaire d'*Anastrepha striata,* mouche des fruits de l'Amérique centrale, *Bul. Sci. France et Belgique*, t. LXVIII, 1914 (1920).

saprophages. On pourrait aussi penser que ces larves ont subi un changement de milieu et n'ont pas encore perdu la forme antécédente... Cependant, W. F. Thompson (1) aperçoit des côtes dans le pharynx d'une larve parasite, aux stades II et III de son évolution, alors que son pharynx était lisse tout au début: cette larve, pourtant, ne change pas de régime ! On pourrait néanmoins imaginer que le régime change, mais cela ferait bien des hypothèses pour sauver un concept traditionnel.

Inversement, Thompson constate que le pharynx d'une larve saprophage est entièrement lisse.

Examinons enfin un dernier exemple. Les Oyats (*Psamma arenaria*) sont des plantes communément utilisées pour fixer les dunes et l'on fait remarquer, d'ordinaire, la « curieuse adaptation » de cette Graminée, dont les rhizomes s'allongent indéfiniment dans le sable, en fonction même de la faible consistance de ce sol et comme pour s'accrocher à lui. Or, si l'on analyse de près le processus, on constate aisément que l'Oyat suit une marche inverse; il ne s'enfonce nullement dans le sable, mais, constamment recouvert par lui, il s'accroît en dehors: c'est la tige aérienne qui s'allonge à mesure que le sable s'accumule et l'enterre. Le mécanisme est le suivant (fig. 12): lorsque quelques touffes d'Oyats ont pris racine dans une dune, le vent souffle sur elles, se divise à leur contact et perd une partie de sa force; le sable qu'il transporte n'étant plus soutenu tombe, et tombe au pied des touffes. Progressivement ensevelies, les plantes poussent et se dégagent du sable, tandis que les parties les plus anciennes deviennent souterraines. Par elles-mêmes, ces parties souterraines ne fixent nullement le sable, leur allongement ne dépend pas de l'instabilité du sol, et l'on s'en aperçoit aisément lorsque les flancs d'une dune ravinée par le vent ont leur base creusée par les vagues: un effondrement se produit; ni radicelles, ni rhizomes, si longs soient-ils, ne retiennent plus le sable; la ruine commencée continue sans arrêt. Elle continue, et les Oyats l'accélèrent; le vent projette contre le sable les tiges

(1) W. R. Thompson, Recherches sur les Diptères parasites. *Bul. biol. France et Belgique*, 1920.

et les racines mises à nu et ces chocs répétés contribuent à désagréger les dunes : « l'adaptation » des Oyats aux sols mobiles est purement imaginaire (1).

Tous ces faits démontrent, jusqu'à l'évidence, combien il est aventureux de reconstituer un genre de vie, un habitat, au moyen d'informations d'ordre purement morphologique. Le procédé, il faut y insister, n'en est pas moins érigé en principe et transporté du domaine des organismes actuels à celui des formes fossiles: Dollo (2) défend l'idée de la

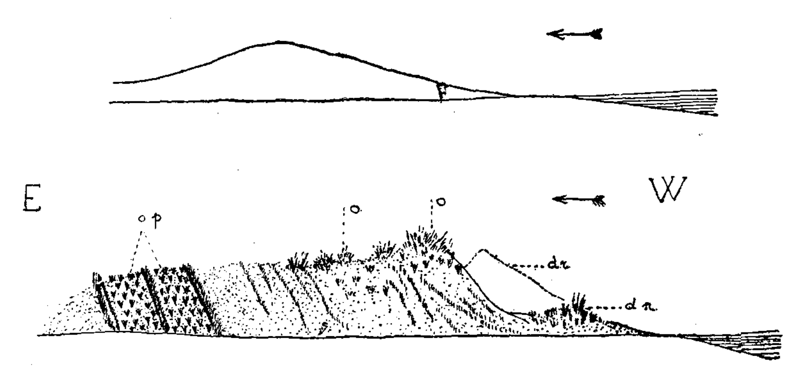


Fig. 12. — « Fixation » des dunes par les Oyats : dn. Dune en formation; dr. Dune ruinée; o. Oyats des sommets en touffes; op. Oyats plantés en ligne, d'après LANGRAND.

« paléontologie éthologique » qu'Abel (3) accepte et développe longuement. Un court examen suffit, après tout ce qui précède, pour apercevoir sur quoi repose cette reconstitution des mœurs fossiles. En quelques formules brèves et péremptoires, Dollo établit les rapports entre la forme de la queue des Poissons et leur habitat; la queue hétérocerque bilobée indiquerait un bon nageur; la queue hétérocerque frangée un mauvais nageur ainsi que l'habitude de vivre au fond. La disposition des yeux fournirait des indications analogues: les yeux des bons nageurs seraient marginaux, les yeux des mauvais nageurs centraux, et ces différences correspondraient à autant d'adaptations étroites.

(1) E. Langrand, Les Oyats et les dunes, *Feuille des jeunes naturalistes*, 1912.
(2) L. Dollo, Paléontologie éthologique, *Bull. Soc. belg.*, juillet 1910.
(3) Abel, *Grundzüge der Palæobiologie der Wirbeltiere*, Stuttgart, 1912.

Ces affirmations surprennent un peu, dès l'abord ; mais elles paraissent tout à fait étranges quand l'auteur prétend les étendre des Poissons aux Trilobites et à d'autres Arthropodes : la disposition des yeux et de l'extrémité postérieure du corps aurait exactement la même signification chez tous ces animaux. Dollo oublie l'organisme pour ne voir que le milieu, ou s'imagine que tous les organismes sont tous constitués de la même manière, sans se douter que les différences morphologiques qui les séparent traduisent une différence constitutionnelle.

D'autres auteurs (1) ont voulu appliquer les mêmes principes pour découvrir les mœurs d'autres animaux fossiles. La multiplicité des hypothèses faites au sujet d'une seule espèce en montre toute la valeur (fig. 13). Le *Struthiomimus altus* est un Dinosaurien à cou très allongé et à pattes thoraciques relativement courtes. Partant de ces deux données principales, Osborn a successivement supposé que *S. altus* était un animal coureur ou un herbivore se dressant sur ses pattes abdominales ; W. Beebe le considère comme un insectivore fouillant les termitières et les fourmilières, admettant ainsi que la brièveté des pattes permettait à l'animal de s'appuyer plus facilement sur les monticules qui constituent ces nids. B. Brown, sans en donner aucune raison, en fait un carnivore s'attaquant aux petits Crustacés et Mollusques, tandis que Gregory imagine l'existence d'une membrane réunissant les membres thoraciques au cou et pense qu'il s'agit d'un arboricole. Aucune de ces hypothèses ne repose naturellement sur aucune donnée solide.

Et l'on regrette qu'il faille s'arrêter à de pareilles fantaisies. Elles ont toutefois un intérêt ; elles mettent en complet relief la conception courante de l' « adaptation ». Par un moyen ou par un autre, il faut que la conformation anatomique des organismes et leurs conditions d'existence concordent parfaitement.

Que cette idée dérive d'une illusion, nous venons de nous en convaincre par l'examen de quelques-uns des cas les plus expressifs. Nous pourrions en examiner bien d'autres encore,

---

(1) H. F. Osborn, Skeletal adaptations of *Ornitholestes, Struthiomimus Tyrannosaurus, Bull. of the amer. Mus, of nat. hist.*, t. XXXV, 1917.

mais il ne nous apprendrait rien de plus. L'illusion provient du fait que l'adaptation est généralement envisagée d'un point de vue assez étroitement morphologique. Dans un organisme, la forme attire dès l'abord l'attention et les observateurs inclinent très naturellement à tout subordonner aux dispositions anatomiques. L'erreur commise nous mène à l'impasse

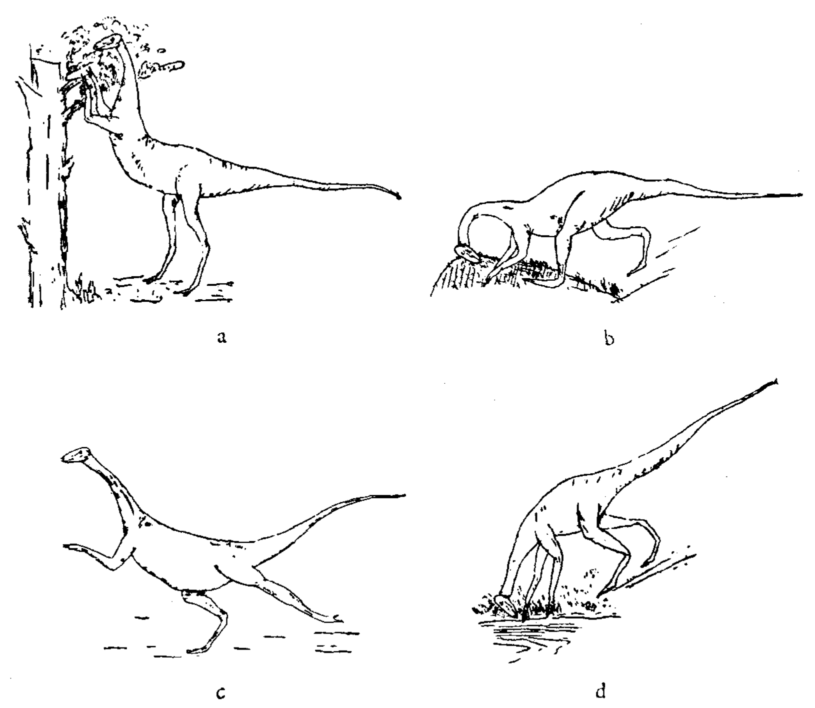


Fig. 13. — Hypothèses sur les mœurs de *Struthiomimus altus* : *a*) Herbivore; *b*) Insectivore; *c*) Coureur; *d*) Malacophage, d'après OSBORN.

dans laquelle nous nous trouvons engagés: ayant établi en principe la concordance des formes et des conditions, nous ne parvenons pas à rendre compte de l'origine de cette concordance. Du coup, notre confiance dans la valeur du principe se trouve fortement ébranlée; nous sommes conduits à l'examiner de plus près, et ce nouvel examen nous détermine à l'abandonner, à nier que la concordance des formes et des conditions soit un fait nécessaire.

CHAPITRE III.

L'ADAPTATION, PROCESSUS PHYSIOLOGIQUE.

Le problème de l'adaptation se pose alors tout entier. Il se pose dans des conditions nouvelles, puisque le point de vue morphologique nous échappe et que nous risquons de demeurer sans guide. Sur quoi nous appuierons-nous désormais, dans quelle voie nous engagerons-nous pour atteindre le phénomène et tenter son analyse ?

La seule voie rationnelle que nous puissions prendre est celle qui conduit à envisager le phénomène sous ses divers aspects et ne s'arrête pas devant l'un quelconque d'entre eux. C'est, en particulier, se borner étroitement que d'attribuer aux seules dispositions morphologiques le pouvoir de mettre l'organisme en correspondance avec ses conditions d'existence. Sûrement, la conformation des organes et leur agencement interviennent pour leur part dans la manière de vivre d'un animal ou d'une plante ; mais ils ne la dominent pas au point de s'identifier avec elle ; ils n'interviennent que dans la mesure où ils sont associés au jeu des échanges que l'organisme effectue avec l'extérieur.

1. *Le jeu des échanges.*

C'est, en effet, ce jeu des échanges qui domine les conditions d'existence, quelles qu'elles soient. Les organismes tirent des milieux extérieurs des matériaux variés, mais ils ne les en tirent pas en toutes circonstances, ni toujours de la même façon ; il les en tirent en fonction des influences extérieures, éclairement, température, état hygrométrique, état vibratoire, émanations diverses, etc. ; suivant leur mode d'action, celles-ci donnent aux organismes la possibilité de continuer les

échanges ou la leur enlèvent. Si les échanges continuent et de manière à maintenir l'organisme en santé, ces organismes vivent: la continuation des échanges signifie qu'ils sont *adaptés*. Si les échanges s'arrêtent ou deviennent insuffisants, les organismes dépérissent et meurent; ils ne sont pas *adaptés*.

L'essentiel réside donc dans la possibilité des échanges.

Or, cette possibilité doit être conçue en dehors de toute disposition morphologique. Il suffit, pour s'en convaincre, d'envisager les organismes monocellulaires, et tout spécialement ceux que n'entoure aucune enveloppe cellulosique ou minérale. En rapport immédiat avec le milieu, ces organismes effectuent leurs échanges très directement; les déplacements continuels, le brassage de leurs parties constituantes facilitent ces échanges, aussi bien que les intéractions moléculaires. Ces Monocellulaires n'ont pas tous, il s'en faut, la même forme extérieure; mais cette diversité ne tient à l'existence d'aucun organe différencié qui déterminerait, par sa présence même, une condition nouvelle capable de modifier le jeu des échanges. Les différenciations que l'on observe chez certains Monocellulaires n'ont pas la valeur d'organes et n'influent nullement sur le mode d'intéraction moléculaire. Tout ce qui pénètre dans le sarcode diffuse directement dans sa masse, sans que la diffusion dépende d'un appareil spécial, d'un mécanisme délicat et compliqué (1): les dispositions morphologiques n'interviennent vraiment pas dans le jeu des échanges de ces organismes.

Et cependant ils ne vivent pas dans des conditions quelconques. A ne prendre que les Bactéries, les mieux étudiées à ce point de vue, on constate que les unes respirent au moyen de l'oxygène libre et les autres au moyen de l'oxygène combiné; chacune a un régime alimentaire qui lui est propre et les différences, à cet égard, sont considérables, depuis les Bactéries qui ne peuvent vivre sans soufre et se passent presque complètement de substance organique (*Beggiatoa*, *Lamprocytis*, etc.), jusqu'à celles qui se développent

---

(1) Les colorations vitales, qui sont de pratique courante en cytologie, montrent bien cette diffusion. Le colorant imprègne certaines parties plus fortement que d'autres, mais cette élection n'exclut pas la diffusion.

exclusivement sur les substances organiques. Relativement à celles-ci, d'ailleurs, on observe une spécialisation assez grande. L'éclairement et la température conditionnent également la vie des Monocellulaires en général. D'une manière générale, la lumière accélère les échanges d'oxygène, et l'intensité des oxydations entraîne la destruction du sarcode. Les influences thermiques prennent aussi part à la régularisation des échanges ; mais toutes les Bactéries ne supportent pas également la même température. Pour les unes les échanges s'effectuent dans les meilleures conditions entre 15 et 20°, pour d'autres autour de 38 à 41°, quelques-unes, même, vivent à des températures très élevées (60°, 70° et au delà) qui détruisent la plupart des sarcodes.

Pour tous les Monocellulaires, nous ferions des constatations analogues. Chacun d'eux vit dans des conditions déterminées ; dès que ces conditions sont remplies, non seulement il vit, mais il se développe et se multiplie, ce qui revient à dire que ses échanges avec l'extérieur s'effectuent régulièrement, qu'ils suffisent pour maintenir l'intégrité de l'individu, augmenter sa masse et provoquer sa multiplication.

Cette continuité des échanges assurant la persistance des organismes définit l'*adaptation*, d'un point de vue statique, celui de la constatation simple de la continuité des échanges.

Mais un autre point de vue s'impose, qui nous montrera l'adaptation tout entière.

Un organisme quelconque ne vit pas constamment dans des conditions toujours comparables entre elles. Soit qu'il se déplace, soit que le milieu subisse une modification, les échanges de cet organisme avec l'extérieur subissent des variations. Que se passe-t-il alors ? Nécessairement, les échanges se modifient et, avec eux, la constitution de la substance vivante. Divers signes l'indiquent et, notamment, dans le cas des Bactéries, les variations de leurs sécrétions : suivant les influences auxquelles elles sont soumises, la virulence augmente ou diminue ou même naît et se développe. On connaît l'expérience de Vincent qui consiste à rendre pathogène des microbes saprophytes (*Bacillus megatherium ; Bacillus mesentericus vulgatus*) en les accoutumant progressivement aux humeurs du Cobaye ou du Lapin. C'est, du

reste, un cas particulier du procédé général d'exaltation ou d'affaiblissement. Au surplus, le résultat dépend, il importe de le dire, de l'organisme utilisé; ainsi le bacille du Rouget devient plus virulent pour le Porc en passant par le Pigeon, et moins virulent en passant par le Lapin. On obtient des résultats analogues en modifiant les échanges par d'autres moyens. Le vieillissement d'une culture au contact de l'air atténue la virulence; la double action de la chaleur et de l'air produit le même effet. Enfin, l'influence des rayons ultra-violets détermine des effets variés: la virulence du bacille de la tuberculose diminue après une minute d'exposition, il perd la propriété de pousser sur la pomme de terre après trois minutes d'exposition; il meurt après dix minutes.

Ces divers résultats témoignent, incontestablement, d'une modification des échanges; l'organisme reçoit de l'extérieur des matériaux différant, à un titre quelconque, de ceux qu'il recevait précédemment; à son tour, il rejette à l'extérieur des substances différant de celles qu'il rejetait; il en rejette des quantités variables. D'ailleurs, les modifications peuvent être telles que les échanges s'effectuent mal et que l'organisme meure plus ou moins vite.

Les conséquences d'une variation des conditions sont donc diverses, extrêmement diverses; elles vont d'un simple changement du métabolisme, jusqu'à la destruction, en passant par tous les degrés d'une nutrition plus ou moins active. Quand les échanges cessent et que l'organisme meurt, il ne nous intéresse évidemment plus; mais quand les échanges continuent et que l'organisme survit, nous sommes en droit de dire que cet organisme est *adapté* aux conditions nouvelles du milieu. Entre cet organisme et ce milieu s'est établi un nouveau système d'échanges compatible avec l'existence, et c'est dans l'établissement de ce nouveau système d'échanges durable que consiste l'*adaptation*, considérée du point de vue dynamique.

Bien évidemment, le nouveau système d'échanges ne s'établit pas forcément d'emblée; le passage d'un milieu dans un autre entraîne souvent avec lui une perturbation, une sorte de rupture d'équilibre qui, sans aboutir à la complète désintégration, se traduit par un dépérissement plus ou moins

marqué; mais l'équilibre des échanges se rétablit au bout d'un temps: à ce moment l'organisme est adapté.

Suivant les organismes, l'adaptation s'établit facilement ou difficilement. Les uns peuvent vivre dans des conditions assez différentes les unes des autres, témoins ceux qui supportent les eaux douces aussi bien que des eaux salées, voire sursalées, comme l'Epinoche et divers Crustacés. D'autres ne vivent que dans des conditions assez spéciales, tels divers Amphipodes d'eau douce (*Niphargus*), des Planaires, qui meurent pour une élévation de température à peine égale à un ou deux degrés. Ces différences sont constitutionnelles; il faut les constater, sans plus. Souvent, à leur propos, les naturalistes parlent d' « adaptation large » ou d' « adaptation étroite » et considèrent volontiers les seconds comme des organismes « spécialisés » descendant d'organismes moins « spécialisés ». Les distinctions de cet ordre, sans intérêt ni valeur, ne reposent sur rien. Nous connaissons simplement des conditions qui, pour un sarcode donné, permettent aux échanges de s'effectuer de telle sorte que la vie persiste: l'adaptation se confond avec un processus physiologique et ne renferme pas autre chose.

Cette affirmation découle, nécessairement, de tout ce qui précède. Il faut, cependant, l'appuyer encore de quelques preuves d'un autre ordre. Que l'établissement d'un système d'échange durable soit un terme important de l'adaptation, nul n'en doute, évidemment; mais qu'il soit cette adaptation, on pourrait peut-être en douter encore. Certes, la structure simple des Monocellulaires semble bien autoriser à ne tenir aucun compte des questions de forme extérieure; ces organismes néanmoins changent de forme en certaines circonstances et il importe d'examiner les rapports de ces changements avec l'adaptation.

Les Bactéries offrent, à cet égard, des faits très significatifs, en raison de leur extrême variabilité morphologique: suivant les milieux, des individus de même souche affectent des aspects très différents. Le Bacille diphtérique se raccourcit ou s'allonge, acquiert parfois quelque ressemblance avec les Staphylocoques; le Bacille pyocyanique se comporte d'une manière analogue, la forme bacille de *Bacillus prodigiosus*

correspond à un milieu acide; la forme coccus à un milieu alcalin. D'une façon très générale, une Bactérie peut acquérir des formes extrêmement diverses. Et tous ces changements, il faut le souligner, coïncident avec des changements de milieu. Or, de toute évidence, la forme n'apporte ici aucune modification aux échanges. Qu'un microbe soit sphérique, allongé, rectiligne, sinueux, toruleux, piriforme, la pénétration des matériaux extérieurs ou la sortie des substances de déchet ne subit aucune modification quantitative, et moins encore qualitative: ce n'est pas la forme de la Bactérie qui importe, mais l'intensité de ses échanges et leur nature.

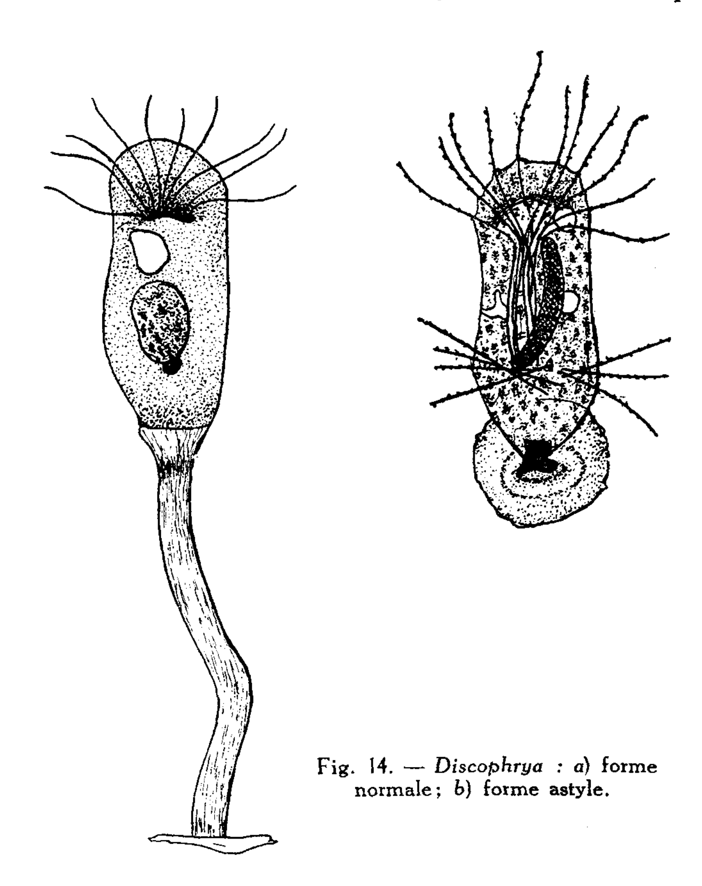


Fig. 14. — *Discophrya* : *a*) forme normale; *b*) forme astyle.

La même conclusion s'impose pour tous les Monocellulaires. Lorsque, passant d'une eau relativement pure dans une eau polluée par de nombreuses Bactéries, des Infusoires acinètes (*Discophrya elongata*) (fig. 14) perdent leur style et acquièrent une forme nouvelle, lorsque le style d'autres individus, également placés dans des conditions nouvelles, se raccourcit, que leur plaque basale s'élargit et qu'ils deviennent flottants (1), lorsque ces transformations s'effectuent, on ne peut dire qu'elles facilitent les échanges ou les modifient en quelque manière ; la forme générale de l'Infusoire varie peu, sa surface demeure très sensiblement la même, de sorte que la pénétration des gaz, l'osmose ou l'imbibition, les divers échanges n'éprouvent de ce chef aucune variation quantitative ou qualitative.

Visiblement, en ce qui concerne les organismes anatomiquement simples, les dispositions morphologiques n'ont aucune importance au point de vue des conditions possibles de vie. De fait, les naturalistes n'y prêtent aucune attention ; ils admettent volontiers que ces formes diverses sont la conséquence de la nutrition ; implicitement, ils reconnaissent donc qu'elles dérivent de l'adaptation, processus physiologique.

Mais aussitôt que la question se pose au sujet des Pluricellulaires, l'attitude des naturalistes change ; la forme acquiert à leurs yeux une importance considérable, ils admettent qu'elle intervient directement et activement dans le processus d'adaptation. Et cependant, comment aurait-elle une pareille importance ? Qu'un organisme soit anatomiquement simple ou compliqué, la persistance de la vie dépend avant tout de la possibilité des échanges, le processus d'adaptation reste, dans tous les cas, essentiellement le même, en dehors de toute considération morphologique.

Les plantes en sont une preuve frappante. Suivant les conditions extérieures, et sans rapport nécessaire avec la forme des feuilles, des tiges ou de toute autre partie, les échanges acquièrent une certaine valeur. L'étude de plantes appartenant à une même espèce le montre avec toute la

---

(1) B. Collin, Etude monographique sur les Acinétiens, *Arch. de Zool. exp. et gén.*, 1911.

netteté désirable. A la lumière directe du soleil, et à divers degrés de lumière diffuse, l'assimilation chlorophyllienne s'effectue avec une intensité corrélative; pour une espèce donnée, un éclairement optimum existe qui détermine une assimilation maximum. Au-dessus ou au-dessous de cet optimum, l'assimilation s'effectue tout de même, et parfois de manière suffisante pour maintenir, bien ou mal, croissance et fructification. Or, ces différences dans l'assimilation chlorophyllienne se répercutent forcément sur le métabolisme entier de la plante; elles se répercutent donc sur sa constitution physico-chimique. Il est clair que si deux plantes distinctes, quoique de même espèce, ne prennent pas à l'extérieur les mêmes matériaux, qualitativement et quantitativement, ces plantes acquerront deux constitutions différentes; un moment viendra où leurs sarcodes respectifs n'auront plus exactement la même composition. Il s'en suivra des différences dans la structure et le contenu des cellules; il pourra s'ensuivre des différences dans la forme des parties: toutes ces modifications seront consécutives aux variations des échanges, elles ne les provoqueront pas. R. Combes constate que les fortes intensités lumineuses déterminent l'accumulation de composés élaborés dans les parties vertes, tandis que les éclairements faibles déterminent l'utilisation des substances dites nutritives (1). De son côté, Edm. Rosé (2) montre que les tissus des feuilles de *Teucrium scorodonia* et de *Pisum sativum* varient suivant que ces plantes se développent en plein soleil ou à divers autres éclairements. Les différences portent sur la disposition et les dimensions du tissu palissadique: formé de deux assises de cellules allongées et nettement distinctes dans le premier cas, ce tissu ne comporte plus que des cellules presque isodiométriques dont le nombre diminue avec l'éclairement; tous les intermédiaires existent entre les deux structures, en fonction de l'intensité de la lumière. De plus, dans les plantes soumises aux intensités les plus fortes, les grains de chlorophylle sont placés contre la paroi des cellules, tandis qu'ils

(1) R. Combes, Déterminations des intensités lumineuses optima, pour les végétaux, aux divers stades du développement, *Ann. Sci. nat. bot.*, 1910.
(2) Edm. Rosé, Energie assimilatrice chez les plantes cultivées sous différents éclairements, *Ann. Sci. nat. bot.*, 1913.

sont uniformément répartis dans les cellules des plantes soumises à des éclairements plus faibles.

Suivant toute évidence, au moment où la plante est soumise à un certain éclairement, elle ne possède pas encore la structure qu'elle acquerra sous cette influence. Elle survit néanmoins et se développe, tandis que cette structure s'établit en conséquence des échanges qui s'effectuent. La structure devient définitive, aux oscillations habituelles près, à l'instant même où l'équilibre des échanges s'installe. Mais il est clair que si cette structure correspond à un équilibre des échanges, elle n'en facilite ni ne gêne l'établissement. Les variations de la quantité de chlorophylle ne constituent pas des « adaptations » à l'éclairement, elles traduisent simplement des échanges s'effectuant dans certaines conditions; et si ces échanges sont compatibles avec la persistance de la vie, leurs conséquences morphologiques traduiront bien l'adaptation, ils ne seront pas cette adaptation. On constate, du reste, que les variations quantitatives de la chlorophylle ne suivent nullement une marche parallèle à celle des variations de l'éclairement; l'assimilation la plus intense correspond à un optimum qui n'est pas forcément l'éclairement maximum. Et, de plus, Griffon (1) constate qu'il n'existe aucun rapport nécessaire entre la structure des feuilles et l'intensité de l'assimilation chlorophyllienne; d'autres facteurs entrent en jeu, et notamment, peut-être, la nature de la chlorophylle.

Tous ces faits mettent bien en relief l'importance primordiale des échanges et prouvent que la forme et la structure n'interviennent pas d'une manière immédiate dans la possibilité de vivre. Suivant les conditions dans lesquelles les plantes se développent, un système d'échanges s'établit, en fonction duquel la plante vit ou dépérit, est ou n'est pas adaptée. Quel que soit ce système, dès que la plante se trouve soumise à d'autres conditions, il disparaît et fait place à un autre. Les plantes qui se développent et continuent de vivre au grand soleil assimilent peu quand elles sont faiblement éclairées, et réciproquement. La forme et la structure

(1) Ed. Griffon, L'assimilation chlorophyllienne et la coloration des plantes. *Ann. Sci. nat. bot.*, 1899.

ne jouent, dans ce phénomène, qu'un rôle accessoire, si même elles en jouent un: sans aucun doute, la constitution acquise dans un cas ne correspond pas à l'autre cas, du moins elle n'y correspond que très imparfaitement. Les plantes héliophiles placées en lumière diffuse ne puisent pas dans le sol le carbone organique que l'assimilation chlorophyllienne ne leur donne plus et leurs échanges deviennent insuffisants (1): l'insuffisance ne tient pas à la forme des racines, qui reste comparable dans tous les cas, mais à la constitution du sarcode, qui correspond à un autre système d'échanges.

Parfois, cependant, si l'on en juge d'après l'apparence superficielle, un rapport direct semble exister entre la forme des feuilles et leurs conditions de vie. Tel est le cas de la Sagittaire dont les feuilles sont rubanées, en flèche allongée, cordiformes, suivant qu'elles sont submergées, flottantes ou aériennes. Les feuilles rubanées paraissent tout spécialement convenir à la vie submergée; elles ne comportent ni stomate, ni tissu palissadique, elles sont relativement minces, et l'on incline à penser que cette forme et cette structure placent les cellules en contact plus immédiat avec l'air dissous dans l'eau. Avant de conclure, toutefois, et d'admettre une concordance de cet ordre, il faut se rendre compte que la vie sous l'eau entraîne des modifications nombreuses et, en particulier, des modifications de l'éclairement. Les feuilles immergées sont dans une situation comparable à celle des feuilles soumises à une lumière diffuse relativement faible. Une expérience très simple le prouve: cultivée à l'air libre et à l'obscurité, la Sagittaire n'a que des feuilles rubanées (2) ; leur structure, au surplus, rappelle de très près celle des feuilles de *Stachys* développées à faible éclairement: minces et sans tissu palissadique (3).

Beaucoup d'autres Monocotylédonées aquatiques se comportent de la même manière: leurs feuilles immergées s'allongent en rubans. Pareillement, les Dicotylédonées

---

(1) Cebrian de Besteiro et Michel-Durand, Influence de l'éclairement sur l'absorption du glucose par les racines des plantes supérieures, *Rev. gén. bot.*, 1919.
(2) Gœbel, *Pflanzenbiologische Schilderungen*, Marburg 1889.
(3) Ed. Rosé, *op. cit.*

aquatiques ont un dimorphisme foliaire très net, telle *Ranunculus aquatilis*. Leurs feuilles immergées sont découpées en lanières fort étroites et de faible épaisseur, tandis que leurs feuilles aériennes sont entières et relativement larges. Ici encore, la forme n'a pas de relation nécessaire avec le mode d'existence; la disposition en lanières n'augmente pas sensiblement la surface foliaire; on pourrait même soutenir, sans paradoxe, l'opinion inverse. Le rôle de l'éclairement est, à coup sûr, prépondérant (1). En fait, nous retombons dans le cas général où le système d'échanges transforme la constitution d'un sarcode et détermine, secondairement, une forme extérieure, à laquelle nous attribuons faussement une influence favorisante sur les échanges.

Cette erreur qui consiste à concevoir que le changement de forme précède et dirige l'établissement des systèmes d'échanges, que la forme se met, tout d'abord, en harmonie avec les moyens d'existence, cette erreur ressort avec netteté quand on compare des plantes de même espèce, dont les unes poussent dans la plaine et les autres à une altitude élevée. La différence d'altitude entraîne avec elles des différences de tous ordres: l'éclairement, en qualité et quantité, la température, la pression, l'état hygrométrique, les courants divers, en un mot tous les éléments qui font le climat, varient d'une manière ou d'une autre. Dans ces conditions les échanges d'une plante en voie de développement n'ont pas la même valeur quantitative et qualitative. Par suite, si les plantes acquièrent, dans chaque cas, un système d'échanges compatible avec l'existence, en retour chaque système entraîne la formation d'une constitution bien déterminée qui se traduit dans l'aspect extérieur. C'est ce que mettent en relief les expériences de Gaston Bonnier (2). Tandis que la tige des plantes de plaine s'allonge normalement et que cette tige porte des feuilles espacées, la tige des plantes de montagne reste très courte et, parfois même, semble faire entièrement défaut; toutes les feuilles s'accumulent au ras du sol. Ainsi, le Topinambour cultivé en montagne se réduit à une rosette

(1) Soit par diminution de l'intensité de la lumière blanche, soit par suppression de certaines radiations.

(2) Gaston Bonnier, Cultures expérimentales dans les Alpes et dans les Pyrénées, *Rev. génér. bot.*, 1890.

de petites feuilles (fig. 15). Les transformations n'atteignent pas toujours ce degré ; mais elles sont toujours assez marquées. Or, suivant toute évidence la respiration, l'assimilation se font aussi bien sur une plante à tige élevée que sur une plante

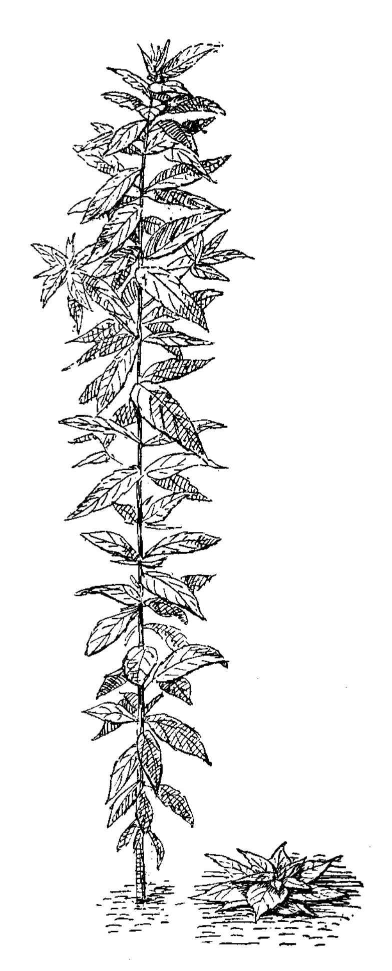


Fig. 15. — Topinambour : forme de plaine (gauche) et d'altitude (droite), d'après G. BONNIER.

acaule. Elles ne se font pas de la même manière en raison de leur différence d'habitat, mais on ne peut dire que l'existence d'une tige ou son absence facilite ou gêne en

quelque mesure les échanges; les deux formes, du reste, se rencontrent aussi bien, quoique pour des espèces différentes, dans les mêmes régions. Toutes, pourtant, vivent et persistent: toutes sont donc *adaptées*, au sens physiologique.

Ainsi, des chemins divers conduisent à la même conception. Qu'il s'agisse d'organismes monocellulaires ou de végétaux pluricellulaires, nous sommes amenés à voir dans l'adaptation un processus essentiellement physiologique. La même conception vaudra-t-elle en ce qui concerne les animaux? Ce sont, à coup sûr, des organismes très compliqués au point de vue anatomique, et l'on pourrait se demander si cette complication n'apporte pas avec elle un élément nouveau très important dans le processus d'adaptation.

Certes, nous ne devons pas tenir ces complications pour négligeables; mais nous devons, néanmoins, en faire *provisoirement* abstraction et rechercher si le processus d'adaptation ne se produit pas en dehors d'elles. La recherche ne sera pas longue. Tous les animaux appartenant à la même espèce, à la même lignée, n'évoluent pas dans les mêmes conditions; leurs systèmes d'échanges diffèrent, parfois dans une mesure appréciable, et l'on constate entre eux des différences morphologiques qui n'ont rien à voir avec des différences dans la manière de vivre. Le dimorphisme saisonnier, si fréquent chez les Lépidoptères, met le phénomène en plein relief. Entre la génération du printemps et la génération d'été existe souvent une opposition frappante qu'illustre, notamment, le cas classique de *Vanessa levana-prorsa :* les individus qui naissent au printemps sont plus clairs que les individus qui naissent en été (fig. 16). Pour d'autres organismes, aux influences saisonnières correspondent des modifications anatomiques plus marquées. C'est ainsi que chez certains Hyménoptères parasites, *Isosoma tritici* et *Isosoma grande* étudiés par Webster et Reeves (1), *Sycosoter Lavagnei* étudié par Picard (2), le dimorphisme consiste dans la présence ou l'absence d'ailes. La génération

---

(1) Webster and S. Reeves, The wheat straw-worm (*Isosoma grande*). *U. S. Dep. of. Agric. Bur of entom.*, 106, 1909.

(2) Fr. Picard, Contribution à l'étude du peuplement d'un végétal; la faune entomologique du Figuier, *Annales du service des Epiphyties*, 1919.

de printemps des *Isosoma* est aptère, celle des *Sycosoter* est, au contraire, pourvue d'ailes, mais les individus de toutes les générations vivent exactement de la même manière.

Des changements de régime alimentaire déterminent aussi des modifications morphologiques, notamment des variations du système de coloration des ailes chez divers Papillons.

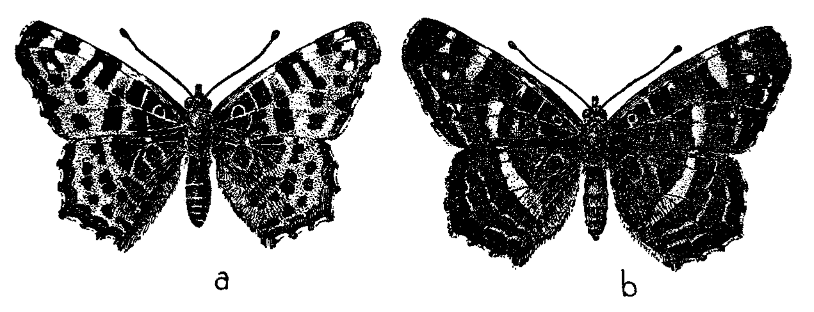


Fig. 16. — *Vanessa prorsa-levana:* a) *Levana;* b) *Prorsa.*

Dans tous les cas, le dimorphisme coïncide indubitablement avec un changement du métabolisme. Température, éclairement, état hygrométrique, régime alimentaire, modifient nécessairement les échanges qu'un organisme effectue avec l'extérieur: sûrement, ces modifications des échanges précèdent les variations morphologiques constatées et les déterminent. Avant toutes choses, il faut que s'établisse un équilibre entre les échanges de l'organisme et l'extérieur, équilibre tel que la substance vivante, qui se détruit constamment, soit constamment reconstituée et que la reconstitution compense, au moins, la destruction. La traduction morphologique ne vient et ne peut venir que secondairement. A cet égard, les animaux se superposent exactement aux végétaux. Dès lors, on peut dire que les changements de coloration, l'apparition ou la disparition des ailes sont consécutifs aux variations des conditions externes et, qu'en dépit des changements éprouvés, les organismes intéressés continuent de vivre et de se multiplier; il s'en suit nécessairement que leurs échanges restent au moins suffisants. En conséquence, ces organismes sont adaptés: mais, en aucune manière, leur adaptation ne tient aux dispositions morphologiques. Ni le système de coloration, ni l'absence des ailes, ni leur présence,

ne facilitent en quelque mesure le va-et-vient de ces animaux, la rencontre de leur nourriture ou, d'une façon plus générale, leurs échanges avec l'extérieur. Aucune de ces dispositions ne prend vraiment part à l'adaptation; elles en sont bien plutôt une conséquence, puisqu'elles font suite aux variations du métabolisme.

Nous voilà donc ramenés, une fois encore, à voir dans l'adaptation un processus physiologique dont il faut soigneusement séparer les considérations de structure et les dispositions anatomiques: effets d'un métabolisme, elles ne sauraient être ce métabolisme.

2 *Le rôle des dispositions morphologiques.*

Mais après avoir nettement marqué, du point de vue chronologique, la place des dispositions morphologiques dans les processus d'adaptation, après avoir constaté qu'elles ne sont pas l'adaptation ni ne la déterminent, il convient d'examiner si, à un moment donné et secondairement, elles ne pourraient intervenir dans la possibilité de vivre. Nombre d'entre elles, à coup sûr, en sont complètement indépendantes; si nombreuses soient-elles cependant, nous ne devons pas généraliser sans enquête. N'y aurait-il pas des cas complexes tels que, l'adaptation une fois acquise et l'équilibre d'échanges constitué, les dispositions morphologiques qui s'ensuivent ne deviennent une condition d'existence ?

Certainement il en advient parfois ainsi, et nous touchons alors à cette partie du problème qui, pour la majorité des naturalistes, constitue le problème tout entier. Parce qu'une disposition morphologique leur paraît améliorer les moyens d'existence d'un organisme, ils prennent cette disposition pour une adaptation, accordant à la morphologie la propriété de diriger l'interaction de l'organisme avec le milieu, de régler la quantité et la qualité des échanges. L'analyse critique ruine cette conception, en mettant au jour des preuves de divers ordres. En général, nous sommes bien empêchés de dire si une disposition anatomique facilite ou ne facilite pas tel ou tel mode d'existence: nous manquons pour cela de termes de comparaison. Quand nous mettons en regard, par exemple, l'appareil circulatoire des Poissons et celui des Mammifères

ou des Oiseaux, si nous décidons que ceux-ci réalisent un perfectionnement sur ceux-là, nous n'en devons pas moins reconnaître que le métabolisme s'effectue, dans tous les cas, de façon suffisante. En fait, notre jugement ne repose sur aucune donnée positive, aucun critère sûr ne nous guide, nous émettons une affirmation sans preuve.

Par contre, nous pouvons aisément apprécier dans quelle mesure une disposition morphologique gêne les échanges. Nous le pouvons surtout lorsque la vie ne se maintient que d'une façon précaire et que nous apercevons clairement l'obstacle. La persistance de la communication entre les deux oreillettes du cœur des Mammifères s'impose à nous, par exemple, comme une imperfection, en raison de l'oxygénation insuffisante des tissus et de la mort qui s'ensuit. D'une façon générale, nous apprécions plus facilement un déficit que la valeur fonctionnelle relative de plusieurs mécanismes qui fonctionnent d'une façon suffisante. C'est en prenant le problème de ce biais que nous parviendrons à comprendre le rôle des dispositions morphologiques dans l'adaptation.

Et d'abord, il convient de remarquer que, dérivant des échanges, toute structure, toute disposition anatomique crée nécessairement des conditions nouvelles pour les échanges ultérieurs. Sans doute, ces conditions nouvelles sont souvent indifférentes et n'apportent aucune modification sensible aux relations de l'organisme avec l'extérieur. Le système de coloration des ailes de *Vanessa levana* et celui de *Vanessa prorsa* ne sont peut-être pas sans action sur le mode d'activité de ces deux Lépidoptères ; ni l'un ni l'autre, pourtant, ne modifient d'une manière appréciable les systèmes d'échanges de chacune des formes.

Mais il n'en est pas forcément ainsi dans tous les cas. Au cours du développement d'un embryon, tel accident peut survenir qui gêne ou supprime la possibilité de vivre. Lorsqu'un œuf commence à se développer, aussitôt les conditions d'échanges se modifient ; la division en deux blastomères suffit seule à opérer cette modification. Dès que ces deux blastomères, en effet, se substituent à l'œuf, ce n'est plus une masse unique qui entre en relations avec l'extérieur, ce sont deux éléments distincts qui interagissent l'un avec l'autre et avec le milieu. Au fur et à mesure que la segmenta-

tion se poursuit et que les blastomères se multiplient, leurs relations réciproques se compliquent et, avec elles, les conditions d'échanges. Tout va bien tant que l'organisme en développement demeure anatomiquement simple; la segmentation s'effectue, l'organisme s'accroît et ses diverses parties se comportent d'une façon normale, en apparence. Nous n'hésitons pas à considérer cet organisme comme parfaitement adapté, puisqu'il vit et que son développement continue. Jugeant ainsi, nous portons un jugement tout à fait exact; mais notre jugement ne vaut que pour une période très limitée du développement, celle-là même que nous observons et pendant laquelle nous constatons la persistance de la vie et la continuation du développement. Rien ne nous autorise à préjuger des événements ultérieurs, à dire que l'organisme actuellement adapté, le sera dans l'instant qui va suivre. Au moment, en effet, où cet organisme acquiert diverses complications anatomiques, nous ne savons pas ce qui va se passer, nous ne savons pas si cet organisme restera ou ne restera pas adapté.

A coup sûr, pour tout individu qui se développe dans des conditions habituelles, l'apparition des complications anatomiques ne change rien au cours des processus; l'individu continue de vivre et de se développer, chaque partie nouvellement formée s'ajuste à toutes les autres et collabore au fonctionnement de l'ensemble. L'appareil circulatoire des Vertébrés, en particulier, quoique issu de tronçons indépendants, se dispose en un vaste réseau qui aboutit au cœur; sous l'impulsion de ce dernier, le sang se meut donc dans un circuit fermé. Le développement tout entier marche, en apparence, avec une extrême facilité et l'idée ne vient pas que l'individu passe, sans cesse, d'une condition dans une autre, que les diverses parties qui le composent sont de plus en plus soustraites au contact direct du milieu extérieur, que le mécanisme de leurs échanges se modifie constamment. Volontiers, nous considérons cet individu comme adapté une fois pour toutes; son développement embryonnaire nous paraît être la simple conséquence de cette adaptation, dans laquelle la morphologie jouerait le rôle primordial.

Les phénomènes apparaissent sous leur vrai jour quand l'organisme se développe dans des conditions anormales. Au

début de l'évolution embryonnaire, aussi longtemps que les éléments sont en relations directes avec l'extérieur, les processus morphologiques diffèrent peu de la normale. Souvent, même, les complications anatomiques n'apportent pas avec elles de modifications visibles importantes tant que les échanges demeurent possibles. Toutefois, ces échanges s'effectuant dans des conditions anormales, le sarcode de l'œuf subit des transformations ; si celles-ci n'apparaissent pas dès le début de la segmentation, elles se traduisent tôt ou tard par la nature des différenciations histologiques, dans leur localisation et, par suite, dans la situation relative des parties. On se rend alors bien compte que les parties nouvellement formées, résultat des échanges de l'organisme et du milieu au moment qui précède leur apparition, déterminent, par leur présence seule ou par leurs dispositions, des conditions nouvelles qui influent sur les échanges. Il se peut que les échanges continuent, mais il se peut aussi qu'ils diminuent et s'arrêtent.

L'un des exemples les plus significatifs est fourni par l'évolution embryonnaire des monstres Acéphales. La caractéristique essentielle de ces monstres réside dans l'absence du cœur et la réduction considérable du réseau veineux. Chez l'un d'eux, que j'ai particulièrement étudié (1) (fig. 17), le système artériel suffisait pour irriguer les diverses régions du corps, mais le système veineux, presque réduit à une seule veine correspondant probablement à la veine cave-inférieure, se confondait, en somme, avec les lacunes du tissu conjonctif. Pareille disposition rend difficile toute circulation. Ces monstres, pourtant, vivent et se développent pendant tout le temps que la nutrition des tissus s'effectue d'une manière ou d'une autre. Réduits à leurs propres moyens, leur vie ne se prolonge guère. Lorsque les éléments cellulaires deviennent trop nombreux, leur nombre même crée une gêne pour les échanges. En l'absence des vaisseaux, les éléments situés en profondeur ne reçoivent plus qu'une insuffisante quantité de matériaux nutritifs, et ils meurent. Or, on ne saurait douter que l'absence — ou la pénurie — des vaisseaux, qui nuit aux

(1) Etienne Rabaud. Fœtus humain paracéphalien hémiacéphale, *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, 1903.

échanges et supprime la possibilité de vivre, dérive de la nature de ces échanges au moment précédent: l'organisme qui était adapté cesse de l'être, en fonction même du résultat morphologique de ses échanges compatibles avec l'existence.

Ce rôle des complications anatomiques apparaît plus clairement encore quand on compare divers Acéphales entre eux. Leur vie dure, en effet, d'autant plus longtemps que des complications ne se produisent pas, c'est-à-dire tant que les diverses ébauches font défaut et que l'embryon se réduit à un simple blastoderme formé par trois feuillets superposés.

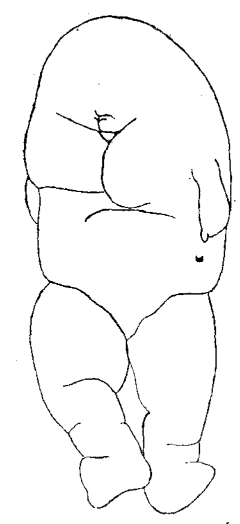


Fig. 17. — Monstre acéphalien.

Parfois, la vie de ce blastoderme se prolonge et il acquiert des dimensions assez grandes, car la nutrition des tissus s'effectue parfois avec une facilité relative, malgré l'absence de vaisseaux ou, du moins, de circulation, quand les éléments demeurent dans le voisinage assez immédiat des matériaux nutritifs ; dès lors, la vie continue et l'on peut, sans paradoxe, parler d'adaptation.

Dès que surviennent les premières complications anatomiques, la vie des Acéphales ne se prolonge plus longtemps, sauf dans le cas où existe un frère jumeau pourvu d'un cœur.

C'est ce cœur unique qui assure la circulation du sang des deux individus, et donne aux tissus de l'Acéphale les matériaux nutritifs indispensables: des ébauches incomplètes se forment alors et se développent. Toutefois, n'étant pour une part que lacunaire, la circulation de l'Acéphale crée une condition nouvelle qui met obstacle aux échanges. L'obstacle n'est pas grand au début, et l'impulsion donnée par le cœur du jumeau apporte une compensation. Mais à mesure que l'Acéphale s'accroît, l'insuffisance du réseau veineux augmente et oppose à la circulation une résistance de plus en plus grande, que le cœur unique du couple finit par ne plus pouvoir vaincre. En conséquence, les conditions des échanges deviennent de plus en plus mauvaises, les tissus se gonflent d'œdème et la mort finalement s'ensuit.

Au cours de ce processus, le milieu a pu rester le même, et rien n'oblige à penser qu'il ait changé à un moment quelconque; c'est l'organisme qui a successivement acquis des complications anatomiques de plus en plus grandes, dont chacune a changé les conditions d'existence. Il faut alors considérer que toutes les conditions nouvelles dérivent de l'ensemble des conditions antécédentes, et se rendre compte que les complications anatomiques qui traduisent les conditions nouvelles ne sont pas nécessairement en concordance fonctionnelle avec les dispositions anatomiques dont elles paraissent être la suite. A chaque instant, l'organisme embryonnaire constitue un système de parties qui fonctionnent — qui échangent avec le milieu — et dont le fonctionnement tient à la constitution physico-chimique de leur substance et à leur situation relative, un milieu étant donné. Le système anatomo-physiologique que ces parties forment représente donc, à chaque instant, l'une des conditions de vie, le milieu représente l'autre. Si l'organisme continue de vivre, il est adapté à ces conditions. Tout changement morphologique qui survient dans cet organisme découle nécessairement des échanges établis entre ce système anatomo-physiologique et ce milieu, mais ce changement morphologique ne saurait passer pour une adaptation aux conditions dont il dérive. Puisque l'organisme vivait et se développait, l'adaptation existait; le changement supprime l'adaptation, le nouveau système anatomo-physiologique introduit, dans l'interaction

de l'organisme avec le milieu, des conditions nouvelles qui ne concordent pas nécessairement avec la continuation de la vie. Et si la vie continue, on ne pourra pas dire que la forme des parties, leur disposition, leur nature histologique, ont été moulées sur les conditions même que ces parties déterminent; la vie ne continue que si ces parties ne font pas obstacles aux échanges, que si l'activité physiologique de l'individu persiste. Elle persistait à l'instant immédiatement précédent: les dispositions morphologiques nouvelles ne la créent donc pas, elles peuvent la laisser subsister plus ou moins bien, elles peuvent la supprimer.

Ainsi, les processus physiologiques demeurent toujours prépondérants dans l'adaptation. Les productions morphologiques sont toujours secondaires; si, parfois, elles font obstacle aux échanges, elles ne les facilitent jamais, puisqu'ils s'effectuent, en dehors d'elles, dans les meilleures conditions.

Ce rôle des dispositions morphologiques apparaît encore lorsque l'organisme, s'étant développé dans certaines conditions de milieu, se trouve placé soudain dans des conditions nouvelles. Pareille éventualité se réalise constamment quand un embryon, qui s'est développé dans l'œuf ou dans l'organisme maternel, passe brusquement dans le milieu extérieur. Toutes les dispositions qui existent au moment de l'éclosion sont nées en fonction des conditions actuelles; elles ont successivement appartenu à des systèmes anatomo-physiologiques issus les uns des autres et constamment demeurés compatibles avec l'existence dans un milieu sensiblement constant. A la naissance, le système anatomo-physiologique change de milieu et, du coup, les conditions de vie se transforment. Pour un Mammifère, notamment, la vie ne continue que si le mécanisme de la respiration et celui de la circulation subissent une véritable transformation. Il faut donc, ou que le dernier système anatomo-physiologique embryonnaire s'accorde avec un genre de vie tout nouveau, ou que l'individu disparaisse. Très souvent l'accord se réalise et la vie continue. Dirons-nous, alors, que l'embryon, en se développant, s'adaptait aux conditions de sa vie ultérieure ? que les systèmes anatomo-physiologiques, résultant de con-

ditions toutes différentes, sont une préparation à la vie extra-embryonnaire ?

Assurément, à voir le développement s'effectuer de telle sorte que, les conditions se succèdant, les organismes continuent de vivre, on éprouve l'illusion qu'il doit en être ainsi, qu'il n'en peut être autrement. Mais dès que l'on voit le développement s'effectuer dans des conditions anormales, l'illusion s'évanouit aussitôt. Les oreillettes du cœur des Mammifères, par exemple, demeurent largement en communication l'une avec l'autre pendant que dure la vie fœtale. Aussi longtemps que l'oxygénation du sang s'effectue dans le placenta, cette disposition n'a aucun inconvénient; elle devient tout à fait préjudiciable, dès que l'individu arrive au contact direct de l'air et que l'oxygénation s'effectue par les poumons. Le plus souvent, sous l'action des influences immédiates, l'orifice de communication se ferme; parfois cependant il persiste, le sang artériel se mêle au sang veineux et la nutrition générale devient défectueuse: l'individu vit d'une vie précaire et meurt souvent assez vite.

Nombre d'autres dispositions anatomiques, qui résultent des conditions de la vie embryonnaire, n'empêchent nullement l'organisme de continuer à se développer et deviennent cependant une gêne, sinon plus, après la naissance. De ces dispositions, on ne dit plus qu'elles étaient une préparation à la vie ultérieure, on ne voit plus en elles une adaptation préalable à des conditions futures: on les qualifie d'anomalies, d'exception et, les ayant dissimulées sous ces étiquettes, on n'en tient plus aucun compte. Ces dispositions anatomiques, néanmoins, sont exactement de même nature que toutes les autres; elles jouent exactement le même rôle. Comme les autres, elles dépendent des conditions actuelles, l'organisme étant donné; comme les autres, elles créent des conditions nouvelles, un système anatomo-physiologique nouveau qui s'est trouvé compatible avec les conditions d'existence pendant un certain laps de temps. Elles n'ont pas provoqué une modification des échanges tant que la vie fœtale a duré. Mais, au moment de la naissance, le système anatomo-physiologique qu'elles contribuent à former ne s'accorde plus avec les conditions extérieures nouvelles ou ne s'accorde que très imparfaitement avec elles: l'organisme cesse alors d'être

adapté. Et l'évidence alors s'impose qu'un système issu d'un ensemble de conditions A n'a aucun rapport fonctionnel nécessaire avec les conditions B qui suivent immédiatement. Cela tient, bien sûr, à une certaine disposition morphologique, mais qui dérive des échanges effectués à un moment donné entre l'embryon et le milieu et qui, une fois constituée, devient l'une des conditions des échanges.

Il faut bien comprendre que le phénomène, mis fortement en relief par la persistance de l'orifice auriculo-ventriculaire, est un phénomène général qui se reproduit intégralement à propos de toutes les dispositions morphologiques. On ne saurait trop insister sur ce fait que l'apparition de chacune d'elles provoque une modification du système d'échanges, et qu'il en résulte, à un degré plus ou moins accusé, la transformation de l'organisme entier. Mais la transformation ne sera pas nécessairement compatible avec les conditions qu'à son tour elle va provoquer. L'organisme sera ou ne sera pas adapté, suivant que le système d'échanges sera ou non durable Quand l'organisme est adapté nous avons parfois l'illusion que les dispositions morphologiques correspondent seules à la possibilité de vivre. L'illusion ne résiste pas à l'analyse que nous venons de faire. Par elles-mêmes, les formes ne sont pas adaptatives, elles dérivent de la constitution du sarcode et, par suite, de la nature des échanges ; s'il arrive qu'elles puissent gêner ces échanges, elles sont sans action sur leur qualité.

3. — *Adaptation et conditions optima.*

Aucune incertitude ne persiste, maintenant, sur la nature physiologique de l'adaptation. De ce fait essentiel découlent d'importantes conséquences.

Mais entendons-nous bien sur le sens et la valeur du phénomène. Si le terme d'*adaptation* veut dire, essentiellement, possibilité de vivre, il ne veut pas dire que les conditions d'où résulte cette possibilité soient strictement définies. Gardons-nous de tomber d'un extrême dans un autre et, après avoir constaté l'absence de concordance entre une certaine forme et un milieu donné, d'imaginer qu'un système d'échanges durable correspond nécessairement aux conditions

les meilleures. Une telle conception reviendrait à supposer qu'un organisme quelconque est toujours pris entre deux alternatives, vivre très bien ou ne pas vivre. Or, de toute évidence, s'il existe, pour les échanges, des conditions optima, elles ne sont pas toujours réalisées. L'activité du métabolisme varie, pour un même individu, au gré des circonstances, sans qu'il cesse, pour cela, d'être suffisant, sans que l'organisme cesse d'être adapté. Pareillement, l'activité du métabolisme peut être différente pour des individus de même espèce, suivant les milieux dans lesquels ils se trouvent; tous ces individus, néanmoins, vivront et dureront. On conçoit donc, pour un même organisme, plusieurs systèmes d'échanges permettant la survie; on conçoit, aussi, qu'ils ne la permettent pas de la même manière. Suivant la température, la multiplication d'une colonie bactérienne s'effectue avec une vitesse variable, et la vitesse traduit indubitablement l'activité du métabolisme. Aux températures inférieures à la moyenne, l'assimilation des substances nutritives est peu intense; elle va croissant, puis diminue de nouveau à mesure que la température atteint l'optimum et le dépasse. Mais tandis qu'aux degrés inférieurs le sarcode demeure simplement inactif ou peu actif, à mesure que l'élévation thermique augmente, les échanges deviennent de plus en plus rapides et passent par une série de phases ; tout d'abord le sarcode se détruit plus qu'il ne se reconstitue; progressivement les reconstructions augmentent, égalent puis dépassent les destructions; à partir d'un optimum, la valeur relative des reconstructions diminue jusqu'au moment où après être passées par une nouvelle phase d'équilibre, les destructions reprennent le pas sur les reconstructions et aboutissent à la désagrégation finale. Il y a donc deux températures limite auxquelles le sarcode se maintient sans dépérir ni s'accroître: l'organisme, alors, continue de vivre, il est certainement *adapté*, mais sa vie est précaire. Entre ces deux termes extrêmes existe évidemment une série de transitions.

Ainsi en est-il pour toutes les variations des conditions extérieures, qu'il s'agisse de température, de lumière, d'humidité, de régime alimentaire.

Le développement des plantes phanérogames, par exemple, varie avec l'éclairement et s'effectue encore à de faibles

éclairements. Pour les espèces comme les Pois, qui supportent le plein soleil (1), la végétation conserve une allure normale en dépit d'une diminution de lumière égale au quart de la lumière naturelle: la plante fleurit et fructifie. Pourtant, l'activité des échanges se ralentit et la quantité de substances qui se forme dans le même temps est moindre qu'en plein soleil. Sous l'influence d'une lumière égale à la moitié de la lumière naturelle, la plante continue de végéter et fleurit, ses échanges demeurent encore actifs et, s'il s'agissait d'une plante vivace placée au même éclairement, nul doute qu'elle ne persistât ainsi indéfiniment. Toutefois, à cet éclairement, la plante ne fructifie plus, et ce fait témoigne d'un métabolisme quantitativement ralenti, peut-être même qualitativement modifié: la plante n'en est pas moins adaptée aux conditions ambiantes; certes, elle vit moins bien, mais son système d'échanges suffit pour déterminer l'accroissement des substances. Quand la lumière égale le tiers de la lumière naturelle la plante atteint aux confins de la possibilité de vivre; elle persiste encore, mais elle végète mal, elle ne fleurit plus et s'étiole. Visiblement, ces conditions d'éclairement rendent les échanges notoirement insuffisants, la plante ne survit pas longtemps, elle n'est pas adaptée. D'autres plantes, d'ailleurs, supportent beaucoup mieux une pareille diminution de l'éclairement; le résultat obtenu vaut strictement pour un organisme. Naturellement, pour un même organisme, entre l'éclairement optimum, auquel correspond le métabolisme le plus actif, et l'éclairement minimum existent tous les passages avec une série graduée de systèmes d'échanges corrélatifs, dont un grand nombre sont durables et tels que l'organisme vive.

A coup sûr, chacun de ces systèmes d'échanges dépend étroitement d'un ensemble de conditions; un seul est possible pour un organisme donné dans des conditions données, mais beaucoup d'entre eux sont durables et déterminent un métabolisme suffisamment actif: pour tous ceux-là l'organisme est adapté. On ne peut même pas dire qu'il le soit bien ou mal, l'adaptation n'est pas bonne ou mauvaise: elle est. Nous pouvons seulement apprécier le résultat des échanges, qui

(1) Ed. Rosé, *op. cit.*

suffit plus ou moins. De la plante qui fleurit sans fructifier nous ne dirons pas qu'elle est mal adaptée, car cela reviendrait à dire que, pour les conditions données, le métabolisme pourrait être plus actif. Or, le métabolisme ne peut être ni meilleur ni pire; il est strictement fonction du complexe organisme × milieu au moment considéré. Nettement la plante est adaptée; mais du métabolisme ne résulte pas la production des matériaux nécessaires à la fructification.

L'important n'est donc pas d'apprécier des degrés d'adaptation, l'important est de constater que l'adaptation n'est pas liée à une seule et unique condition, — qu'il existe plusieurs systèmes d'échanges capables d'assurer l'existence de l'organisme. Cette constatation complète les connaissances que nous venons d'acquérir sur la nature même de l'adaptation.

CHAPITRE IV

Le peuplement des milieux

Poursuivant alors notre analyse, abordons une autre partie du problème général.

Les organismes sont répartis dans des milieux variés ; ils y demeurent, y vivent et s'y reproduisent ; ils affectent des formes extérieures très diverses: comment comprendre ces faits ?

De toute évidence, la dispersion actuelle des êtres vivants ne date pas de leur origine. Les conditions d'existence ont constamment changé et changent encore, de sorte que les organismes subissant, en maintes circonstances, des conditions nouvelles, ont passé d'un milieu dans un autre. Alors se pose la question du déterminisme de ces changements, qui entraînent des variations du système d'échanges et provoquent l'adaptation ou la mort.

Il faut, dès l'abord, renoncer à l'idée que la forme intervienne à un titre quelconque. Déjà, à propos de la préadaptation, nous avons constaté que la cécité ne contribuait nullement à entraîner les animaux aveugles dans les cavernes. Sans doute, divers naturalistes admettent, avec Cuénot, que ces animaux émigrent *volontairement*, guidés par leur sensibilité aux excitations lumineuses, thermiques, hygrométriques ; mais c'est encore trop leur attribuer, car on s'étonne que ces excitations les mènent précisément dans les cavernes. Les mêmes difficultés, aggravées peut-être, se présenteraient, du reste, à propos de chaque cas particulier. Pour chacun, il faudrait imaginer un concours d'influences capables de conduire les organismes tout juste là où leur conformation trouverait son emploi le meilleur ; insister semble inutile.

La forme exclue, considèrerons-nous comme efficients de

prétendus « avantages » pour l'espèce ? Au dire de Caullery, par exemple, la larve épicaridienne des Isopodes parasites se fixerait sur un Copépode qui lui assurerait « de grandes facilités de dissémination (1) ». Le raisonnement darwinien apparaît ici tout entier, et l'on devine le sous-entendu: « seules ont survécu les larves qui, etc... ». Mais, en supposant même que la dissémination réponde à une utilité quelconque, ces larves pourraient se fixer sur des hôtes variés, qui assureraient également la dissémination ; elles pourraient continuer à mener une vie libre, puisqu'elles nagent fort bien — et se disséminent — tant qu'elles ne rencontrent pas de Copépodes. Une pareille « explication » ne nous apprend donc rien sur le phénomène.

Dispositions morphologiques ou avantages imaginaires ne jouent certainement aucun rôle direct dans les déplacements, dans les changements de milieu que les organismes effectuent ; c'est à un processus physico-chimique, entièrement indépendant des formes individuelles et des « besoins » spécifiques, que nous sommes encore ramenés.

En la circonstance, le processus physiologique réside dans les attractions et répulsions que les influences externes exercent sur les organismes. Ceux-ci vont vers telle ou telle région suivant la température, l'éclairement, l'état hygrométrique, la constitution chimique, l'état vibratoire, etc. Les plus grandes différences existent, à cet égard, entre les divers organismes. Il faut distinguer, par exemple, ceux qu'attirent les milieux saturés d'humidité de ceux qu'attirent des milieux où la saturation est moindre. Entre l'extrême humidité et la sécheresse existent tous les degrés ; chacun d'eux, d'ailleurs, attire au maximum certains organismes. On en peut dire autant de la température, de l'éclairement, des constituants chimiques, oxygène, sels divers (sodium, calcium, fer, etc.) et, d'une manière plus générale, de tous les composants de milieu.

Tous ces composants, bien entendu, exercent simultanément leur action, et la direction que suit l'organisme est une résultante. Un animal qu'attire une atmosphère humide en

---

(1) M. Caullery, Recherches sur les Liriopsidæ, Epicarides cryptonisciens parasites des Rhizocéphales. *Mittheil, a. d. Zool. Station Neapel,* 1907, t. 18.

même temps que la pleine lumière du soleil et que ne repousse pas une température élevée, comme certaines Araignées, habite des lieux à la fois humides, très éclairés et très chauds; d'autres, moins sensibles à l'état hygrométrique, habitent des lieux très éclairés et très chauds, sans égard à l'humidité. Dans le premier cas, l'état hygrométrique et l'éclairement exercent tous deux une action effective; dans le second, tout se passe comme si l'éclairement influait seul.

Ces attractions et ces répulsions dépendent, indubitablement, de la constitution physico-chimique des êtres considérés. Suivant les conditions dans lesquelles les diverses matières vivantes se sont formées, suivant les conditions successives dans lesquelles elles se sont trouvées, les proportions relatives des substances plastiques qui les constituent changent; de la prépondérance des unes, de la faible quantité ou de l'absence des autres découlent, évidemment, les propriétés particulières de telle ou telle matière vivante, de tel ou tel organisme. Dire d'un animal qu'il est hygrophile, lucifuge, thermophile, est donc exprimer le résultat de l'interaction de l'organisme et du milieu actuels en fonction de toutes les interactions passées, ce n'est nullement exprimer un fait irréductible aux données physico-chimiques. Du reste, ni l'attraction, ni la répulsion ne s'exercent nécessairement dans une direction *utile* à l'organisme. S'il va dans une région obscure, ou sèche, ou chaude, ce n'est pas qu'il ait « besoin » d'obscurité, de sécheresse, de chaleur: sollicité par des influences diverses, il obéit à celles qui le sollicitent le plus fortement, en fonction de sa constitution, sans autre raison et toujours sans but.

Par rapport à la possibilité de vivre, en effet, attractions et répulsions sont toujours entièrement *quelconques*. A cet égard les preuves abondent et appartiennent au domaine de l'observation courante. Beaucoup d'Insectes, par exemple, volent vers la lumière artificielle, comme attirés par une force invincible, et pénètrent directement dans la flamme; certaines Mouches (Drosophiles) sont attirées avec une telle force par l'éther acétique ou l'alcool qu'elles tombent dans ces liquides et s'y noient (1); divers Insectes du Pin (*Spondylis buprestoïdes*, *Blastophagus piniperda*, *Criocephalus rusticus*)

(1) F. Picard, *op. cit*

viennent s'engluer dans la peinture mêlée de térébenthine (1). J'ai constaté l'attraction qu'exerce le cyanure de potassium sur un Coléoptère, *Dorcus parallelipipedus :* placés sous une cloche avec un tube à essai ouvert et renfermant du cyanure en poudre, deux individus de cette espèce ont aussitôt pénétré dans le tube, s'enfonçant jusqu'au fond, à travers une épaisseur de cyanure égale à 10 centimètres. De son côté, B. Collin (2) montre, par une expérience précise, que les Acinétiens adhèrent à une lame de verre, exactement comme ils adhèrent aux Infusoires qui leur servent de proie. En plaçant délicatement une mince lamelle de verre à la surface libre de l'eau où vivent des Acinétiens, notamment la race flottante de *Discophrya elongata* (v. fig. 15), nombre de suçoirs s'allongent, arrivent au contact du verre, font instantanément prise et demeurent fixés. Tous les Acénétiens ne subissent pas la même attraction ; mais tous non plus ne sont pas attirés par les mêmes Infusoires.

Ces faits donnent leur signification véritable à l'attraction et à la répulsion. Si leur résultat est toujours quelconque quant à ses conséquences sur la vie de l'organisme, elles dérivent toujours d'une affinité spéciale entre cet organisme et les influences externes. Attraction ou répulsion ont lieu chaque fois que l'organisme rencontre certaines conditions ; seulement ces conditions n'ont pas pour effet nécessaire de favoriser l'existence. Et cette constatation va nous permettre de comprendre tout un ensemble de faits, sans qu'il soit nécessaire de multiplier encore les exemples.

Il s'agit précisément d'appliquer ces processus d'attraction et de répulsion au problème de l'adaptation. Nous y parviendrons sans peine en analysant avec soin quelques faits précis.

Parmi tous ceux qui se présentent à nous, les faits du peuplement des cavernes et des eaux douces sont peut-être les plus expressifs, par la diversité des points particuliers qui s'offrent à l'étude ; tous deux, d'ailleurs, sont liés dans une certaine mesure.

Les naturalistes ont tenté de fixer la date à laquelle les

(1) R. du Buysson. Considérations sur la chasse aux Insectes. *Feuille des jeunes, nat.*, 1889.
(2) B. Collin, *op. cit.*

cavernes ont commencé de se peupler. S'aidant de données géologiques et des connaissances relatives à la dispersion géographique, ils établissent que le peuplement s'est effectué à des époques relativement récentes. Le peuplement des grottes balkaniques serait l'un des plus anciens: il remonterait à la fin des temps tertiaires; celui des grottes pyrénéennes ne remonterait pas plus loin que le début des temps quaternaires. Ces conclusions, sans doute, restent conjecturales dans une large mesure; elles possèdent, néanmoins, un certain degré de certitude. Et le fait seul que la question se pose, qu'il est possible d'y répondre sans sortir du domaine des faits positifs, ce fait prouverait, s'il était nécessaire, que le peuplement des cavernes résulte de la migration d'organismes qui avaient, auparavant, un autre habitat.

En étudiant, précédemment, la théorie de la préadaptation, nous avons constaté que cette migration ne reconnaissait sûrement pas, comme origine, la cécité, ni aucune autre disposition morphologique; nombre de raisons et de faits imposent cette conclusion. D'où provient alors l'erreur commise par les naturalistes qui ont abordé la question ? L'erreur provient de ce qu'ils n'ont pas exactement mesuré la valeur relative des conditions réalisées dans une caverne. Surtout frappés par l'absence de lumière, ils ont subordonné leurs explications à l'importance supposée de cette condition; seule, elle leur paraissait liée à l'apparence morphologique des animaux cavernicoles. Or, tout bien considéré, tenant la morphologie pour une conséquence et non pour une cause, la condition d'éclairement ne joue certainement qu'un rôle très secondaire, si même elle en joue un, dans le peuplement des cavernes. Deux autres conditions, au contraire, sont essentielles, que P. de Peyerimhoff, le premier, a nettement reconnues (1). Une caverne n'est pas seulement un trou très profond et très obscur; c'est, avant tout, un milieu relativement clos, où règne une température et une humidité constantes.

La température correspond, généralement, à la moyenne

(1) P. de Peyerimhoff. Considérations sur les origines de la faune souterraine. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 1906.

thermique annuelle du lieu. Quant à l'humidité, variable suivant les cas particuliers, elle tient, d'une part à l'infiltration des eaux de la surface, d'autre part à l'absence de tout agent d'évaporation rapide et complète. Des courants d'air peuvent, évidemment, se produire parfois et modifier l'état hygrométrique, mais ils sont peu fréquents et toujours faibles; de plus, l'épaisseur des parois s'oppose au desséchement.

De ces deux conditions, l'humidité constante est la principale, c'est elle qui est en rapport nécessaire avec l'existence d'une faune cavernicole *terrestre* (1). La constance thermique augmente cette faune; il ne semble pas qu'elle suffise à la créer. L'importance primordiale de l'humidité ressort de deux faits: a) les grottes sèches, celles d'Algérie notamment, ne renferment aucun habitant; b) tous les animaux cavernicoles sont des hygrophiles: ce sont des Batraciens, des Isopodes terrestres, des Coléoptères carabiques tels que des *Trechus*, des Staphylinides, des Silphides tels que des *Bathyscia*, des Psélaphides. De toutes ces espèces cavernicoles, on rencontre des individus (ou tout au moins des espèces très voisines) vivant à la surface du sol, dans des lieux très humides. On trouve aussi, dans les cavernes, des Araignées telles que *Necticus cellulosus*, hôte habituel des caves humides, ou *Linyphia sancti-vincenti*, très voisin de *L. polida*, qui vit dans les mêmes conditions. En outre, Fage (2) constate que les *Troglohyphantes* sont avant tout hygrophiles; les Araignées lucicoles appartenant à ce genre se trouvent exclusivement dans les marécages à la base des plantes. On trouve encore dans les cavernes des Myriapodes.

Les conditions de vie de ces divers animaux à la surface du sol sont très caractéristiques; ils habitent strictement dans la mousse humide, sous les pierres profondément enfoncées, à la racine des plantes, partout où l'humidité persiste. A ce point de vue, P. de Peyerimhoff établit un parallèle très frappant entre la faune nivicole et la faune souterraine, qui existent simultanément dans le massif montagneux Kabyle. Cavernicoles et nivicoles ont des ressemblances étroites; or,

---

(1) Etienne Rabaud. Le comportement des organismes et le peuplement des cavernes. *Biologica,* 1911.

(2) L. Fage. Etudes sur les Araignées cavernicoles. III. Le genre *Troglohyphantes. Arch. de Zool. exp. et génér.*, 1919.

les nivicoles sont franchement hygrophiles, ils vivent sous les pierres aux confins des glaciers, menant une vie épigée pendant la période des neiges fondantes et s'enfonçant dans les fissures du calcaire pendant les périodes de sécheresse estivale. Certains individus deviennent alors cavernicoles ; ils restent définitivement hypogés, mais conservent avec les premiers des rapports morphologiques incontestables. Tel est,

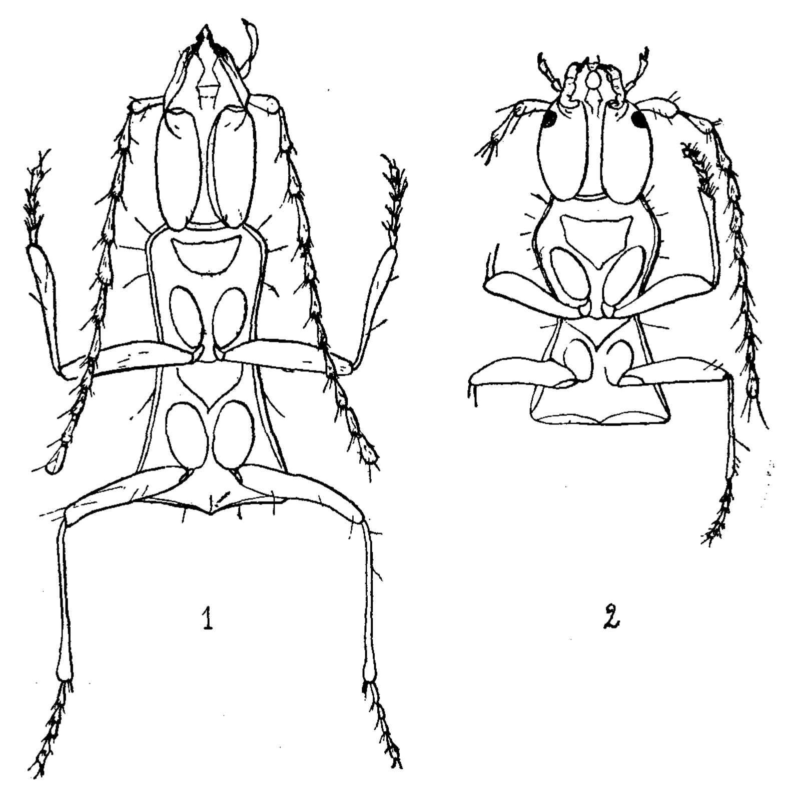


Fig. 18. — 1) *Apterophœnops longiceps;* 2) *Paraleptura prœses,* d'après PEYERIMHOFF.

entre autres, le cas de deux Carabiques, *Aphœnops iblis,* cavernicole, en regard de *Trichopsis lapiei*, nivicole (1), et

(1) P. de Peyerimhoff. Nouveaux coléoptères du Nord-Africain, faune *cavernicole du Djurjura,* 16° note. *Bul. Soc. ent. Fr.,* 1910. — *Trichopsis lapiei* a été aussi rencontré dans une grotte.

de deux Staphylinides, *Apterophœnops longiceps*, cavernicole, en regard de *Paraleptura prœses*, nivicole (1) (fig. 18).

La relation entre l'hygrophilie et le peuplement des cavernes ne fait donc aucun doute. On doit, d'ailleurs, ajouter que les diverses espèces cavernicoles sont réparties dans toutes les zones d'une grotte, depuis les plus rapprochées de l'ouverture, jusqu'aux plus éloignées. Dans les grottes mêmes, on trouve des animaux sous les pierres très humides et cela seul indique le degré de leur hygrophilie. Ce fait acquis, la correspondance entre épigés et hypogés montre que si les conditions d'humidité et de température constantes caractérisent les grottes en général, des conditions voisines existent pourtant à la surface du sol. Des anfractuosités dans les rochers, un amas de cailloux, de larges dalles épaisses enfoncées dans le sol, des détritus recouverts de feuilles, de la mousse abondante et serrée, constituent autant de milieux équivalents au milieu caverne. Certes, l'équivalence n'est pas complète ; l'état hygrométrique et la température subissent forcément des variations beaucoup plus marquées. Pour être intermittente, néanmoins, l'humidité s'y maintient d'une façon suffisamment durable, surtout si les pierres enfoncées, les amas de feuilles ou de mousse, se trouvent dans des zones ombragées.

Dès lors, le processus se reconstitue en entier. Tous ces organismes terrestres hygrophiles ont subi l'attraction de ces milieux de surface particulièrement humides ; ils ont convergé vers eux et s'y sont installés ; ils en sortent la nuit ou pendant les journées fraîches et humides. Est-il nécessaire que ces animaux soient, en même temps, lucifuges et qu'à l'attraction par un milieu humide s'ajoute la répulsion par la lumière ? En aucune façon. J'ai pu m'assurer, par une expérience simple, qu'un Myriapode aveugle qui vit sous les pierres, au moins pendant le jour, *Geophilus carpophagus*, n'est nullement impressionné par la lumière diffuse. Placé sur un plan dont la moitié seule est éclairée, le Géophile passe des zones obscures dans les zones éclairées, ou inversement, sans que son allure change, sans qu'un mouvement d'arrêt ou

(1) P. de Peyerimhoff. Position systématique et origine phylogénique du genre *Apterophœnops*. *Bul. Soc. ent. Fr.*, 1909.

d'accélération trahisse la moindre sensibilité à l'un ou l'autre éclairement ; il marche droit devant lui et heurte les obstacles avec l'extrémité des antennes. Non seulement cet animal n'est pas lucifuge, mais il est en quelque mesure phosphorescent: les excitations mécaniques déterminent le rejet d'une substance très volatile qui luit vivement à l'obscurité. Plateau (1) déjà, en 1886, opposait l'hygrophilie à l'action de la lumière dans les déplacements des Myriapodes.

L'humidité est donc une condition suffisante pour entraîner les hygrophiles sous les feuilles ou sous les pierres. Elle serait aussi une condition suffisante pour les maintenir dans cet habitat, si elle était permanente. Or, suivant les régions et suivant les saisons, la surface du sol se dessèche, et bien que le desséchement n'atteigne que tardivement les parties protégées du sol, il les atteint pourtant. Mais il atteint d'abord les couches les plus superficielles, puis gagne progressivement en profondeur. Pendant que le desséchement se poursuit ainsi, les animaux continuent de subir l'attraction des parties les plus humides ; ils s'enfoncent eux aussi, à la faveur des fentes, des crevasses si fréquentes dans les terrains argileux et calcaires ; et lorsque ces fentes aboutissent à une excavation souterraine, les animaux y arrivent directement. A titre de contre-épreuve, il suffit d'indiquer que si on soulève une dalle quand la surface du sol est suffisamment asséchée, on ne découvre plus aucun animal hygrophile (Carabiques, Staphilinides, Silphides) ; mais on y trouve des animaux que repousse la lumière directe du soleil, certains Myriapodes, tels que *Schizophyllum mediterraneum*.

Ainsi s'effectue la pénétration dans les grottes. Elle s'effectue également par l'entrée principale et sous les mêmes influences. L'entrée d'une grotte, en effet, est un lieu frais, plus humide que les environs immédiats et médiats: cette humidité attire forcément les hygrophiles. Quand vient la sécheresse, son influence se fait aussitôt sentir sur les parties du sol les plus voisines de l'orifice, tandis que les parties de plus en plus profondes, demeurant humides, attirent les hygrophiles.

Peut-on affirmer, toutefois, que l'hygrophilie des animaux

(1) F. Plateau. *Journal de l'Anatomie et de la Phys.*, 1886.

terrestres intervienne seule ? Probablement oui, pour un certain nombre d'espèces. Pour un certain nombre d'autres, la température intervient également. C'est ainsi que divers Crustacés Isopodes, terrestres et hygrophiles, étudiés par Ad. Dollfus, (*Porcellio dilatatus, Metoponorthus sexfasciatus, Philloscia cellaria*) habitent le dessous des pierres dans le Midi et les caves à températures constantes dans le Nord (1). L'abaissement de la température dans les régions septentrionales fait sentir son action sur des hygrophiles sténothermes.

Les influences thermiques ne font aucun doute quand il s'agit des animaux cavernicoles aquatiques, Poissons, Batraciens, Crustacés, Planaires, Oligochètes. Vivant normalement et constamment dans l'eau, l'état hygrométrique de l'air n'exerce évidemment sur eux aucune attraction; leur séjour permanent dans les eaux souterraines a une autre cause. S'agirait-il d'animaux lucifuges ? Mais, pour les aquatiques comme pour les terrestres, la lucifugité n'implique pas l'habitat dans un milieu absolument obscur. Beaucoup de Crustacés d'eau douce pénètrent sous les pierres ou dans les amas de feuilles mortes pendant le jour et sortent la nuit. Parmi eux, il en est de lucifuges, comme les Gammares. Mais tous ne le sont pas; témoin l'Ecrevisse commune qui, placée dans un cristallisoir, sous un caillou interceptant la lumière, regarde constamment vers le soleil. Cuénot et Mercier (2) constatent aussi l'indifférence à la lumière de certains Amphipodes, des *Niphargus*. Les Planaires donnent lieu à des constatations analogues; elles vivent dans les ruisseaux, sous les pierres; quelques-unes sont aveugles, mais toutes paraissent insensibles à la lumière, du moins à la lumière diffuse.

Seules, en ce qui les concerne, les influences thermiques jouent un rôle actif. Ces animaux divers, Vertébrés, Crustacés, Vers sont sténothermes et supportent mal une élévation de température, surtout une élévation brusque. Le fait est démontré pour la plupart d'entre eux. Mercier et Cuénot insistent à juste titre sur la sténothermie des *Niphargus*, qui

---

(1) Ad. Dollfus. Catalogue des Crustacés Isopodes terrestres de France. *Feuille des jeunes naturalistes,* t. 29, 1899, p. 208.

(2) L. Cuénot et L. Mercier. Sur quelques espèces reliques de la faune de Lorraine. La vie épigée de *Niphargus aquilex*. *Bul. Soc. Zool. Fr.*, 1914.

ne vivent guère dans les eaux dont la température dépasse une dizaine de degrés. Or, la constance thermique de l'atmosphère des cavernes a précisément pour corollaire la constance thermique des eaux qu'elles renferment; et l'on comprend aussitôt que les sténothermes, attirés par les régions où règne une certaine température, demeurent dans les eaux souterraines, même si elles sont en rapport de continuité avec les eaux de surface. Suivant l'élévation de la température extérieure, ces animaux se tiendront loin ou se rapprocheront, au contraire, des eaux de la surface et pourront même vivre dans celles-ci. C'est notamment le cas de divers *Niphargus* (*N. aquilex, N. stygius, N. virei*) quand les courants les entraînent au dehors (1) et que la température de ces eaux extérieures ne les repousse pas.

Le déterminisme du peuplement des cavernes est ainsi clairement établi: des animaux hygrophiles ou sténothermes, attirés dans les lieux humides et frais, subissent un entraînement irrésistible, *indépendamment de leurs dispositions anatomiques*.

La même question se pose, de la même manière, pour les animaux d'eau douce. Elle se pose indistinctement pour tous, mais elle n'a pas, pour tous, le même intérêt. Quand il s'agit d'animaux dulcaquicoles qui viennent de l'eau salée, le déterminisme du changement varie suivant les cas particuliers. Actuellement encore, bien des Poissons passent alternativement de la mer dans les rivières, et inversement, sous des influences très diverses, généralement liées à un changement d'état physiologique, tel que l'établissement de la maturité sexuelle (2). Selon leur concentration saline, selon la quantité d'oxygène dissous, selon leur température, les eaux salées exercent alors attraction ou répulsion.

Le déterminisme de la pénétration dans les eaux douces est tout autre pour les Insectes et les Arachnides. D'une part, ces Arthropodes ne viennent pas de la mer, car le nombre d'Insectes marins actuels est infiniment restreint et rien ne permet de supposer que ce nombre ait jamais été plus

(1) A. Vandel. Sur la faune des sources. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1920.
(2) Etienne Rabaud. *Eléments de Biologie générale*, p. 361.

considérable ; d'autre part, ces Arthropodes respirent l'air en nature, au moins à l'état adulte ; même, beaucoup de ces adultes vivent exclusivement à l'air libre. Sans aucun doute, ce sont des animaux terrestres secondairement entrés dans l'eau. L'immense majorité habite actuellement l'eau douce ; cela ne veut pas dire qu'un nombre également grand n'ait été attiré par l'eau salée, le fait que nous en trouvons fort peu pourrait aussi bien provenir de ce que la pénétration de tous les autres a été suivie de mort plus ou moins immédiate.

Sous quelles influences des animaux terrestres ont-ils pénétré dans l'eau douce ? Ces influences sont certainement, pour une part, celles-là même qui ont provoqué le peuplement des cavernes. La température ne semble pas avoir joué un rôle effectif, au contraire de l'hygrophilie. Or, dire que les Insectes aquatiques sont des hygrophiles revient presque à émettre un truisme. L'évidence, toutefois, ne s'impose pas d'une manière absolue ; outre la température, on pourrait aussi bien invoquer le régime alimentaire ou toute autre influence. Quelques preuves ne paraissent donc pas inutiles. Il faut signaler, avant tout, un certain parallélisme entre les Insectes aquicoles et les cavernicoles. Tout comme ces derniers appartiennent à des groupes vivant en surface dans des milieux humides, les premiers appartiennent à des groupes vivant hors de l'eau dans des milieux humides. Parmi les larves de Trichoptères, par exemple, les unes habitent la mousse baignée par l'eau ruisselant des rochers (*Enoicyla pusilla*), les autres habitent le bord des rivières, d'autres pénètrent complètement dans l'eau, soit en faible épaisseur, soit, au contraire, en couche profonde (1). De même, à côté des Hémiptères aquatiques, *Notonecta, Corixa, Naucoris*, etc., qui passent la plus grande partie de leur vie immergés, existent des Hémiptères ripicoles, *Palagonisa, Micrelytra, Chorosoma, Hydrométrides, Gerrides*, constamment posés sur l'eau. Les mêmes rapprochements s'imposent parmi les Coléoptères. Les Dytiques et les Gyrins, strictement aquatiques, ont des rapports de parenté non douteux avec les Carabiques dont un bon nombre vivent sous les pierres au

(1) Rien d'ailleurs, chez les muscicoles, ne fait prévoir une vie strictement aquatique ; en particulier l'appareil respiratoire d'*Enoicyla pusilla* est un appareil trachéen normalement ouvert à l'air libre.

bord immédiat des eaux. De même, les Hydrophilides doivent être considérés comme des Scarabéides, dont les représentants terrestres vivent sous les pierres ou dans les bouses.

Est-ce à dire que les Insectes aquatiques descendent nécessairement d'Insectes ripicoles ? Le parallélisme avec les cavernicoles ne saurait être poussé jusqu'au bout. Si l'habitat sous les pierres est une étape vers l'habitat dans les cavernes, il ne s'ensuit pas que le second implique un degré d'hygrophilie supérieur au premier, une « adaptation » de plus en en plus étroite à l'humidité: sans subir aucun changement à cet égard, les organismes sont entraînés vers les grottes à mesure que l'humidité disparaît de la surface du sol. Les conditions sont autres pour les aquicoles. L'habitat sous les pierres, dans la mousse, au bord de l'eau n'est pas une étape vers l'habitat dans l'eau; celui-ci implique un degré d'hygrophilie très supérieur à celui-là. Néanmoins, le même organisme ne passe pas forcément par tous les degrés successifs. La modification d'où dérive l'hygrophilie peut atteindre d'emblée son maximum, et une mise en série d'organismes plus ou moins hygrophiles, purement arbitraire, ne correspondrait à aucune progression véritable: Ripicoles et Dulcaquicoles ont donc entre eux, non pas des rapports de descendance, mais une simple parenté constitutionnelle; ils sont tous hygrophiles, ils le sont plus ou moins.

D'autre faits, du reste, font ressortir l'hygrophilie. Un certain nombre d'Insectes aquatiques émigrent et passent d'une mare dans une autre: ils émigrent la nuit ou par temps orageux. Tel est le cas des Notonectes, des Nèpes, des *Naucoris cimicoïdes*, des Hydrocorises en général. C'est aussi celui des Dytiques; à leur propos, du reste, il convient de remarquer que les Carabiques terrestres habitent les lieux humides et se déplacent aussi la nuit. Cette circonstance est-elle imputable à l'influence de la lumière, à celle de la température ?

Pour ce qui est de la lumière, il suffit de constater que les Insectes aquicoles sont nettement attirés par elle. Les Corixes, les Notonectes, les Hydrophiles, les Dytiques, viennent se prendre aux pièges lumineux, de la même manière que les Carabiques terrestres. Les Dytiques sont attirés par le vitrage des serres, qui fait office de surface éclairante pendant la

nuit quand la lune brille. Certaines Notonectes, telles que *N. maculata*, sont même fortement attirées par la lumière et vivent dans les parties des mares les plus exposées au soleil. Et quant aux Gyrins, ils évoluent sur l'eau constamment en plein jour, parfois en plein soleil. Ils y évoluent, par suite, exposés à une température élevée.

Tous les Insectes aquatiques, pourtant, ne se conduisent peut-être pas de la même manière. Selon Delcourt (1), les Notonectes sortent de l'eau surtout par temps chaud et orageux ; tout spécialement, prennent leur vol les individus qui habitent les mares peu profondes. Cette constatation donne à penser que la température entre pour une part dans le déterminisme du phénomène. Il faut remarquer, toutefois, qu'elle y entre seulement quand elle atteint des degrés très élevés et n'exclut pas l'hygrophilie ; quelle que soit la température, les Notonectes n'émigrent que la nuit et par temps orageux, c'est-à-dire quand les journées ont été particulièrement chaudes et quand l'atmosphère est saturée d'humidité.

Ce n'est donc pas une température relativement froide et constante qui attire dans l'eau les Notonectes ou les autres Insectes aquatiques. Ils supportent des variations thermiques assez considérables. Ces Insectes sont avant tout des hygrophiles d'abord attirés par un milieu humide, puis, secondairement, par les parties fraîches ou moins chaudes des eaux qu'ils habitent. Si la température des couches superficielles de l'eau augmente, celle des couches profondes demeure plus basse et suffit à l'immense majorité des Insectes aquatiques. C'est à l'humidité qu'ils sont plus particulièrement sensibles et le fait qu'ils sortent de l'eau la nuit le prouve nettement, puisqu'ils ne sont pas lucifuges.

Nombre d'animaux nocturnes, en effet, sont, avant tout, des animaux hygrophiles ; sur eux, la température diurne agit par l'évaporation qu'elle provoque ; diverses expériences ou observations le montrent. Chacun sait, par exemple, que pour maintenir vivante pendant huit à dix jours une femelle de *Saturnia pyri*, Lépidoptère qui vole surtout la nuit, il faut

---

(1) A. Delcourt. Recherches sur la variabilité du genre *Notonecta*. Contribution à l'étude de la notion d'espèce. *Bul. Sci. France et Belgique*, 1909. X. Raspail a fait une remarque analogue pour les Dytiscides. *Bul. Soc. Zool. Fr.*, 1891.

vaporiser de l'eau à côté d'elle. Beaucoup d'autres Papillons, également nocturnes, sont simplement sensibles à l'état hygrométrique, témoin la Cochylis qui vole pendant le jour, quand l'atmosphère est saturée de vapeur d'eau, ne vole pas, même la nuit ou à peine, par les temps secs, et meurt rapidement au cours des périodes sèches (1). De même, un autre Papillon, *Cacœcia costana,* meurt dès qu'il s'écarte des lieux humides (2). Il convient enfin, de faire remarquer que beaucoup d'animaux nocturnes, tels que le Crapaud, sortent en plein jour après de fortes pluies.

L'ensemble de ces données montre l'importance prédominante de l'hygrophilie pour un grand nombre d'animaux. Les Insectes aquicoles, certains d'entre eux tout au moins, seraient-ils sténothermes, qu'ils sont, avant tout, attirés vers l'eau par l'eau elle-même. Que les uns s'arrêtent au voisinage des rivières ou des étangs, que les autres aillent jusqu'au bord, que d'autres y pénètrent, il ne s'en faut pas étonner: tous ne subissent pas l'attraction avec la même intensité, mais tous la subissent; leur habitat actuel est la conséquence immédiate de cette attraction.

Le peuplement de tous les milieux découle ainsi d'attractions d'une certaine nature. A côté et en dehors de l'humidité, de la température, la lumière intervient aussi. Seulement, les animaux qu'elle attire habitent un peu partout; ceux qu'elle repousse, et qui ne sont nécessairement ni hygrophiles, ni sténothermes, se rencontrent sous des pierres simplement posées sur le sol, dans des trous peu profonds où règne une demi-obscurité; ils se rencontrent aussi dans les tissus végétaux, car l'habitat de beaucoup de parasites internes des plantes résulte d'une répulsion exercée par la lumière, ainsi que je l'ai notamment montré pour une chenille de Microlépidoptère, *Myleoï cribella* (3). Les actions chimiques jouent également un rôle très important dans la répartition

(1) F. Picard. Sur quelques points de la biologie de la Cochylis et de l'Eudémis, *C. R. Acad. Sc.*, 1911.

(2) F. Picard. Sur la biologie de *Cacœcia costana* et de son parasite *Nemorella varia. Assoc. franç. avanc. sci.*, 1912.

(3) Etienne Rabaud. Ethologie et comportement de diverses larves endophytes I. *Myeloïs cribrella* et diverses autres chenilles des capitules de Carduacées. *Bull. Sci. Fr. et Belg.*, 1914.

et le groupement des organismes. Les sels dissous dans l'eau, les émanations qui se dégagent des plantes ou des animaux exercent leur influence attractive ou répulsive. Tout récemment, F. Picard (1) a fort bien montré que la convergence d'un grand nombre d'Insectes vers le Figuier était principalement un effet de chimiotropisme. Celui-ci est plus ou moins exclusif; quelques Insectes sont uniquement attirés par le Figuier, tel un Psylle; d'autres sont également attirés soit par l'Orme, soit par le Mûrier (2), soit par le Lentisque, soit par les trois à la fois. Ces Insectes appartiennent à des groupes divers et n'ont vraiment en commun que leur affinité pour un ou plusieurs de ces végétaux. L'étude du peuplement de toutes les plantes donnerait lieu aux mêmes remarques. Pour les unes, nous percevons l'odeur caractéristique qu'elles émettent, pour les autres, nous ne la percevons pas; mais pour toutes nous constatons l'attraction qu'elles exercent, et force nous est bien d'admettre qu'elles dégagent, aussi, une émanation capable d'attirer les animaux.

Cette généralisation doit d'ailleurs s'étendre en dehors du domaine végétal. De même qu'une plante attire un animal, de même un animal en attire d'autres et devient le centre d'un peuplement. Entre les deux catégories de faits, le parallélisme est complet à tous les points de vue. De tout animal, comme de toute plante, émane une odeur qui attire ou repousse d'autres animaux. Les preuves abondent; l'une des meilleures réside dans la spécificité plus ou moins grande que l'on constate dans cette attraction; le spécificité résulte nécessairement, au moins dans l'immense majorité des cas, d'une action d'ordre chimique. En tout cas, la vue ne suffit nullement, en général, pour amener un animal vers un autre. Très souvent, en effet, l'attraction s'exerce sur des organismes dépourvus de tout appareil oculaire, telles les larves des Trématodes ou des Crustacés parasites. D'ailleurs, quand la vue existe, son intervention contribuerait plutôt à élargir la spécificité; ce qui n'a pas lieu. Certains Hyménoptères, par exemple, sont exclusivement

(1) F. Picard. Contribution à l'étude du peuplement d'un végétal. *Ann. du service des Epiphyties*, 1919.

(2) Ce qui ne veut pas dire que tous ceux qui vont sur l'un aillent nécessairement sur les autres.

attirés par diverses espèces de Mouches; une expérience très simple montre que l'attraction ne dépend ni de la forme, ni de la coloration: si, à l'un de ces Hyménoptères, *Mellinus arvensis,* je présente un autre Hyménoptère, un Tenthrède, ressemblant beaucoup à une Mouche par son aspect extérieur, la présentation provoque, chez *Mellinus,* un mouvement très net de répulsion. Même, en projetant la Tenthrède contre *Mellinus* de façon à provoquer un mouvement de capture, j'obtiens finalement un mouvement de rejet violent (1). Sans aucun doute, l'affinité constatée est de nature chimique; elle s'exerce indépendamment de toute disposition anatomique.

Quel que soit le milieu que nous envisagions, nous parviendrons très exactement à la même conclusion. Le peuplement de ce milieu dépendra nécessairement d'une attraction plus ou moins forte exercée sur des organismes divers et souvent très variés. Que l'attraction soit souvent complexe, que l'arrivée de l'organisme dans ce milieu ne soit jamais que la résultante d'action interférentes, nous en avons la certitude; mais nous avons également la certitude que le déterminisme de l'arrivée des organismes dans ce milieu réside *exclusivement* dans ces attractions. La conformation des organismes au moment où ils subissent l'attraction, ne joue certainement aucun rôle; le phénomène est uniquement physiologique.

Cette conclusion doit être soulignée. Parfois, en effet, le déterminisme physiologique d'un peuplement ne s'aperçoit guère. Tel est, notamment, le cas du peuplement des arbres par les Vertébrés arboricoles. La conformation de quelques-uns d'entre eux entraînerait à penser que les dispositions anatomiques ne sont pas étrangères à leur genre de vie, tant ils semblent faits pour s'accrocher aux branches. Mais, outre l'ensemble des raisons qui n'autorisent pas à admettre une pareille « préadaptation », la comparaison des diverses espèces arboricoles montre entre elles des différences morphologiques telles que l'on ne voit pas comment une conformation serait, plutôt qu'une autre, à l'origine de

(1) Etienne Rabaud. Note sur l'instinct de *Mellinus arvensis* et ses rapports avec celui des autres Sphégiens. *Bul. biol. France-Belgique,* 1917.

la vie arboricole. Il s'agit, à coup sûr, d'un déterminisme physiologique. Sur sa nature, nous ne pourrions faire que des hypothèses sans fondement, mais son existence est, pour nous, une nécessité logique.

CHAPITRE V

Les conséquences du changement de milieu

Le fait du déterminisme physiologique, d'une attraction plus ou moins forte, mais toujours invincible, entraînant les organismes vers un milieu donné, nous intéresse seul pour le moment. Nous en avons noté les particularités essentielles, insistant sur l'indépendance qui existe entre cette attraction et les dispositions morphologiques des organismes attirés, montrant, en outre, que l'attraction n'implique nullement la possibilité de vivre. Et ce dernier point de vue conduit à cette évidence que, parmi les animaux entraînés à changer de milieu, ceux-là seuls existent aujourd'hui que le changement n'a pas tués.

Il convient maintenant d'analyser en détail, pour ceux qui survivent, les conséquences de leur arrivée dans un nouveau milieu.

Remarquons-le tout d'abord, l'influence qui entraîne des organismes vers ce milieu ne répond généralement qu'à une partie des conditions qu'il réalise. L'hygrophilie, qui entraîne vers les cavernes ou les eaux, place, par exemple, les animaux à l'obscurité, dans un air confiné ou dissous, à une certaine température, ou les soumet à l'action directe de l'eau, avec tout ce que cette action comporte. Par suite, dès l'arrivée, se pose la question des échanges: les conditions nouvelles laisseront-elles ou non s'établir un système d'échanges durable ? Dans la négative, l'organisme meurt et nous ne nous en occupons plus; dans l'affirmative l'organisme survit, et il nous appartient de voir comment il survit.

A peine a-t-il passé d'un milieu dans un autre que l'équilibre de ses échanges subit une modification et qu'un nouvel équilibre tend à s'établir. Tout d'abord, il ne s'agit que des échanges les plus simples, tels que les échanges respiratoires.

L'absence de lumière par exemple influe directement sur eux. Oltramare constate, chez divers Vertébrés (Lapin, Cobaye, Coq, Pigeon, Tortue, Grenouille, Triton, Poissons) une diminution du travail musculaire, de l'élimination de l'acide carbonique, de la sécrétion urinaire (1). De toute évidence, les échanges des Invertébrés subissent également des modifications importantes.

La pénétration d'un animal aérien dans l'eau ne s'accorde pas non plus, nécessairement, avec la possibilité de respirer, ou même de pouvoir se déplacer et d'échapper à l'asphyxie. Nèpes et Ranâtres, entre autres, en dépit de leur installation dans l'eau, nagent fort mal et marchent bien plutôt qu'elles ne nagent. Les Nèpes, tout spécialement, se tiennent au fond de l'eau et cet habitat ne leur rend pas la vie facile: incapables de respirer l'air dissous, il faut qu'elles remontent à la surface où elles respirent l'air en nature; mais elles remontent péniblement, en grimpant le long des tiges des plantes aquatiques. Les Nèpes sont donc adaptées, puisqu'elles continuent de vivre, mais leur adaptation ne crée pas pour elles des conditions d'existence particulièrement commodes.

Les échanges élémentaires assurés, encore faut-il que l'animal trouve dans le milieu les matériaux nécessaires à sa nourriture. Quand le desséchement progressif de la surface entraîne les hygrophiles dans les souterrains obscurs, leurs proies habituelles ne les accompagnent pas forcément. Pour les carnivores et les saprophages, la difficulté ne semble pas considérable. Si, dans le même temps, un assez grand nombre d'individus divers subissent la même influence, les uns mangent les autres, et des apports nouveaux, de même origine, assurent constamment de nouvelles proies. Les saprophages trouvent des débris et des déjections de toutes sortes, guano et cadavres des Chauves-souris, des Vertébrés divers que le froid refoule temporairement dans les grottes, et souvent assez profondément. Mais les difficultés sont autrement sérieuses pour les phytophages. Quand ils sont entraînés dans des cavités profondes où règne l'obscurité, ils

(1) J. H. Oltramare, Quelques réflexions à propos de l'action de l'obscurité sur les êtres vivants, *Soc. biol.*, 1919.

ont peu de chances de trouver des matériaux nutritifs et sont voués à une mort prochaine. Aussi rencontre-t-on peu de phytophages dans les cavernes, bien qu'un assez grand nombre d'entre eux soient franchement hygrophiles. Dans les parties les plus obscures, les végétaux ne poussent que très exceptionnellement; les Champignons eux-mêmes n'y vivent que s'il y existe un substrat organique, et ce substrat n'y existe que si l'homme l'y apporte, sous forme de bois d'étayage que l'humidité fait rapidement pourrir. Du reste, la température des grottes, généralement peu supérieure à 11 ou 12°, ne favorise guère le développement de ces Cryptogames.

Il faut des circonstances assez particulières pour qu'un phytophage, entraîné dans une caverne, survive et se reproduise, pour qu'il soit adapté. Ces Insectes sont surtout des rhizophages. Or, quand les cavernes ne sont pas séparées de la surface par une épaisseur de terre trop grande, des racines traversent et viennent jusque dans la cavité. Tout en mangeant, les Insectes traversent aussi le plafond des cavernes, deviennent cavernicoles et peuvent le demeurer. C'est ainsi que les *Cixius*, Hémiptères fulgorides qui mangent les racines de Lentisque, ont pénétré dans les grottes des Baléares; c'est ainsi que des Charançons (*Troglorrhynchus*), généralement fixés sur les racines de diverses plantes, ont pénétré dans les cavernes du Nord-Africain et y demeurent (1). Pour les phytophages, néanmoins, le déchet est certainement considérable; ceux qui, actuellement encore, sont entraînés dans les grottes constituent surtout un élément de la nourriture des carnivores.

La même question de nourriture se pose pour tous les organismes attirés vers un milieu quelconque; elle se pose aussi bien lorsque l'attraction entraîne l'organisme sur un autre organisme. Tous les animaux qu'attire une plante ne se nourrissent pas forcément aux dépens de cette plante. A cet égard, le cas de la chenille d'*Arctia caja* est tout particulièrement instructif. La femelle d'*Arctia caja* pond sur un assez grand nombre de plantes et la chenille mérite le qualificatif de « polyphage ». Mais la facilité avec laquelle

(1) P. de Peyerimhoff, Nouveau coléoptère du Nord-Africain; faune cavernicole de Djurjura, *Bul. Soc. ent. Fr.*, 1913.

elle change de régime, en fonction des attractions qui la mènent ici ou là, n'implique nullement que toutes les plantes qu'elle mange constituent pour elle une nourriture suffisante. F. Picard a suivi l'évolution d'une ponte déposée sur le Figuier et a constaté les effets d'une alimentation défectueuse. Tout paraissait se passer normalement jusqu'à la quatrième mue; mais, à partir de là, la mortalité commença et supprima l'élevage entier avant le moment de la nymphose (1).

Quant aux végétaux entraînés d'une manière ou d'une autre dans un milieu nouveau, ils trouvent nécessairement aussi des conditions qui modifient leur régime. L'influence de l'éclairement sur l'assimilation chlorophyllienne est depuis fort longtemps connu; elle a son contre-coup dans le peuplement des régions obscures. Toutes les graines, toutes les spores, entraînées par un moyen quelconque dans une caverne, ne germent et ne se développent que dans la mesure où elles reçoivent de la lumière. Aussi, la répartition de la flore dans les eaux ou dans les cavernes est-elle tout à fait caractéristique. Dans les cavernes, les Phanérogames et les Cryptogames vasculaires, les Mousses, peuplent surtout la zone des ouvertures et celle des parois; à l'obscurité absolue ne vivent guère que les Champignons fixés sur vieux bois (2).

D'autres conditions entrent également en jeu. A supposer qu'un organisme trouve dans le milieu nouveau des aliments en quantité suffisante, rien ne prouve qu'il y puisse vivre, tout au moins se reproduire. A cet égard, la température intervient parfois d'une façon marquée, notamment sur les Planaires. Ainsi *Polycelis cornuta* se divise à partir de 8°, tandis que *Planaria subtantaculata* ne se multiplie guère au-dessous de 14°. Cette espèce ne se rencontre donc pas dans les nombreuses sources dont la température moyenne ne dépasse pas 9 à 13°. Les individus isolés que les courants ou toute autre circonstance amènent dans ces sources

---

(1) F. Picard, Peuplement d'un végétal.
(2) J. Maheu, Contribution à l'étude de la Flore souterraine de France, *Ann. Sc. nat.*, 1906.

pourront bien y vivre, mais ils n'y feront point souche de descendants (1).

Ainsi, l'adaptation, la possibilité de vivre, possibilité purement individuelle ou possibilité spécifique, dépend de conditions infiniment multiples. Quand un organisme survit à un changement de milieu, tous les échanges qu'il effectue avec l'extérieur entrent nécessairement en jeu, tous subissent, suivant le cas, des variations plus ou moins importantes. Ces variations ne placent-elles pas cet organisme en face de nécessités immédiates capables de modifier sa manière de vivre ou sa conformation ? Et s'il en est ainsi, dans quelle mesure et par quels moyens ces modifications s'établissent-elles, comment concordent-elles avec les conditions du milieu nouveau ?

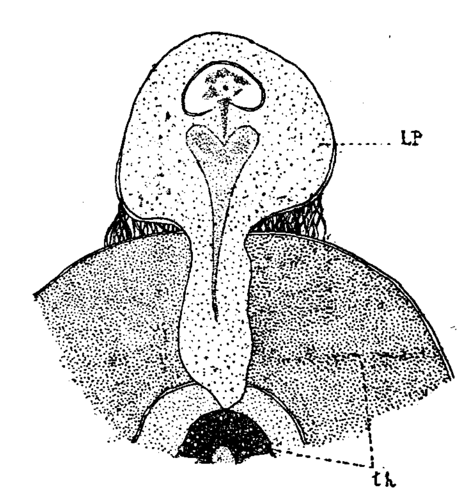


Fig. 19. — **Suçoir de *Lathræa:*** L. P. *Lathræa* parasite; T. H. Tissus de l'hôte, d'après CHEMIN.

Ces questions, si simples semble-t-il, ne comportent pas une réponse simple.

Tout d'abord, nous devons constater que les conforma-

(1) A. Vandel. Notes biologiques sur les Planaires des environs de Montpellier. *Bull. biol. Fr. et Belg.*, 1921.

tions en apparence les mieux « adaptées », celles qui donnent le mieux l'impression de s'ajuster aux conditions nouvelles d'existence faites aux organismes, résultent d'actions mécaniques immédiates et ne correspondent pas plus spécialement que d'autres aux conditions auxquelles elles paraissent si bien ajustées. La formation des suçoirs chez les Phanérogames parasites en fournit un remarquable exemple. Les racines de ces plantes entrent en contact immédiat avec les racines d'autres plantes; au point de contact, les tissus des premiers prolifèrent, s'insinuent dans les tissus des seconds et deviennent un « suçoir » d'une forme déterminée (fig. 19). Tout, dans l'aspect extérieur, donne à penser que cette forme correspond à une disposition héréditaire qu'elle résulte d'une série de modifications morphologiques ayant progressivement perfectionné les rapports du parasite avec l'hôte. Mais, en réalité, cette forme dépend, et d'une manière immédiate, de l'excitation mécanique provoquée par le contact de la première surface résistante venue. E. Chemin a vu *Lathræa clandestina* développer un suçoir au contact d'un caillou (1).

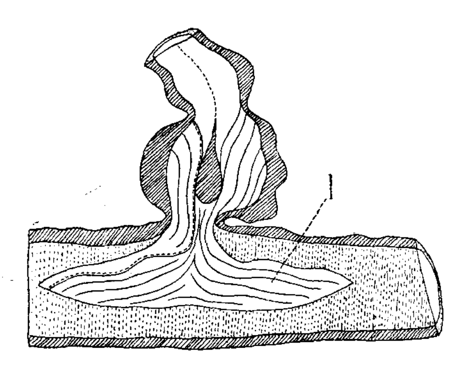


Fig. 20. — Passiflore parasite de Fusain : L. Suçoir, d'après PEE-LABY.

Bien mieux, il n'est pas indispensable que la plante soit habituellement parasite. Quand les circonstances entraînent une racine quelconque à pénétrer dans un tissu végétal, cette racine devenant exceptionnellement parasite prend, d'emblée,

(1) E. Chemin. Obervations anatomiques et biologiques sur le genre *Lathræa, Ann. sc. nat. Bot.*, 1920.

la forme d'un suçoir : c'est ce que Molliard a montré (1) en introduisant la radicule de *Lepidium sativum* dans des tissus de Haricot : la radicule de *Lepidium* donne des radicelles qui restent courtes et acquièrent l'aspect d'un suçoir, en tout comparable à ceux qui se développent aux dépens des radicules des plantes normalement parasites. La pénétration fortuite des racines d'une plante dans les tissus d'une autre, en dehors de toute intervention expérimentale, aboutit au même résultat. C'est ainsi que E. Pée-Laby (2) a pu décrire le suçoir d'une racine de Passiflore développé au contact

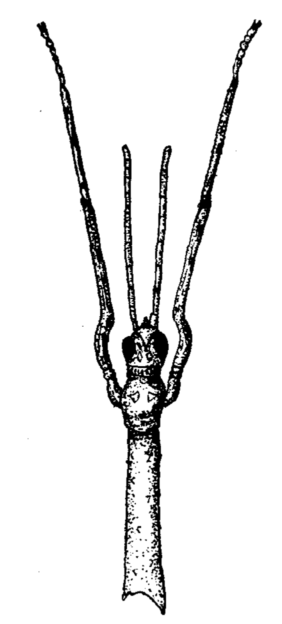


Fig. 21. — Phasme montrant la disposition des pattes antérieures.

d'une racine de Fusain (fig. 20). Rien ne démontre mieux à quel point une forme dérive d'actions mécaniques actuelles et se répète, d'un individu à l'autre, toujours semblable à elle-même, tant que les conditions demeurent comparables.

---

(1) M. Molliard. Le *Lepidium sativum* rendu semi-parasite expérimentalement, *C. R. Acad. Sc.*, 1913. Les suçoirs de nouvelle formation secrètent aussi un suc qui attaque les tissus de l'hôte.

(2) E. Pée-Laby, La Passiflore parasite sur les racines du Fusain, *Rev. gén. bot.*, 1904.

Cet exemple n'est pas le seul. En voici deux autres, qui touchent aussi directement à la question de l'adaptation et mettent en plein relief cette répétition constante d'une disposition anatomique, en fonction de conditions qui se répètent avec une égale constance. Les Orthoptères phasmides ont un corps très allongé et des membres extrêmement grêles. Sous l'effet d'excitations extérieures, ces animaux appliquent étroitement leurs membres le long du corps, leurs membres antérieurs s'allongent en avant et encadrent la tête. Ils simulent ainsi, plus ou moins exactement, une brindille de bois. Chez certaines espèces, la base des fémurs antérieurs est creusée d'une encoche qui épouse parfaitement les contours latéraux de la tête, si bien que les deux pattes se placent en contact immédiat dans le prolongement du corps, accusant ainsi la ressemblance de l'animal avec un bâtonnet (fig. 21). Evidemment cette encoche si parfaitement découpée suivant

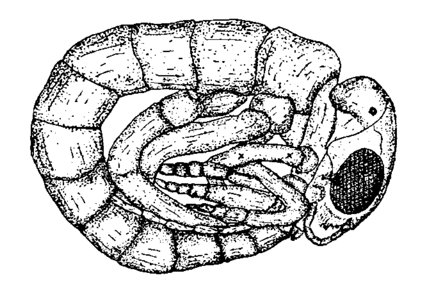


Fig. 22. — Phasme (*Aplopus mayeri*) dans l'œuf. Les deux croix indiquent la région où se produit la courbure, d'après STOCKARD.

les contours de la tête donne l'impression très forte d'une conformation particulièrement adéquate à la possibilité, pour l'animal, de simuler une brindille de bois ; et l'on pourrait aussi bien penser qu'une pression continue, s'exerçant pendant une suite ininterrompue de nombreuses générations, réussit à provoquer une disposition héréditaire. Mais Stockard (1) a constaté que cette encoche n'existe pas chez

(1) Ch. R. Stockard. Inheritance in the « Walking-stict », *Aplopus mayeri*. *Biol. bull.*, t. 16, 1909.

Aplopus mayeri immédiatement avant l'éclosion, tandis qu'elle existe après que la tête s'est dégagée de l'œuf, à un moment où les pattes ne sont pas encore libérées (fig. 22 et 23). Cette double constatation ne laisse guère de place à l'idée d'une disposition héréditaire, à moins d'admettre que la forme des fémurs change spontanément avec une extrême rapidité. Or, Cuénot (1), étudiant le mode d'éclosion de *Carausius morosus*, s'est rendu compte que cette disposition résultait des pressions que la tête exerce, pendant l'éclosion, sur les tissus des fémurs antérieurs, très malléables à ce moment. Ainsi que le montre la figure 23, le corps de l'Insecte se dégage de l'œuf avant les pattes ; en conséquence, celles-ci qui étaient repliées sous le corps (fig. 22) s'étendent et les antérieures se placent à droite et à gauche de la tête ; à ce moment celle-ci arrive au niveau de l'orifice ; elle exerce alors une pression

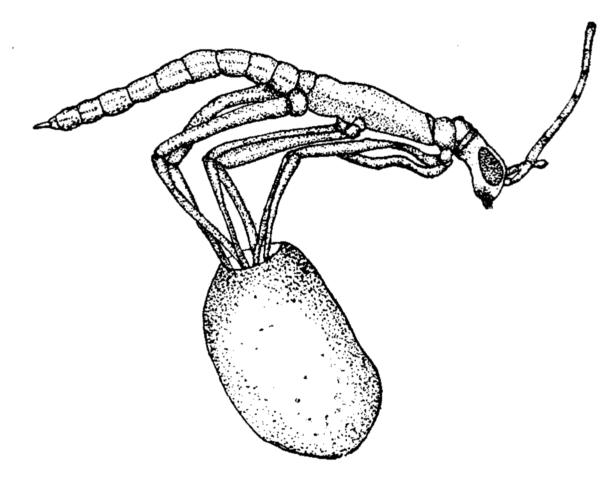


Fig. 23. — *Aplopus mayeri* au moment de l'éclosion (les pattes antérieures sont courbées), d'après STOCKARD.

sur les fémurs pris entre elle et la coque de l'œuf. Il s'agit donc d'une disposition strictement individuelle, qui se reproduit constamment sous l'influence d'une même cause. Cette disposition, d'ailleurs, n'a rien de nécessaire, elle pourrait ne pas exister, sans que la vie de *Carausius* soit compromise.

(1) L. Cuénot. La coaptation des fémurs antérieurs et de la tête chez les Phasmes, *C. R. Acad. Sc.*, t. CLXV, 1919.

Le second fait du même ordre n'est pas moins remarquable. Lorsque l'un des deux os du membre thoracique ou du membre abdominal d'un Mammifère fait accidentellement défaut, l'autre os acquiert généralement une courbure très prononcée (fig. 24). L'incurvation existe dans tous les cas, toujours comparable à elle-même; on pourrait alors croire que les deux os normaux se soutiennent mutuellement, au point que l'absence de l'un entraîne l'inflexion de l'autre. En réalité, le déterminisme de cette courbure est extrêmement simple. A. Hovelacque a tout récemment montré que, chez les Souris dépourvues de tibia, cet os est remplacé par un tractus fibreux assez résistant, dont chaque extrémité s'insère à l'extrémité correspondante du péroné. Or, ce tractus, s'allonge beaucoup moins vite que ne s'allonge le péroné,

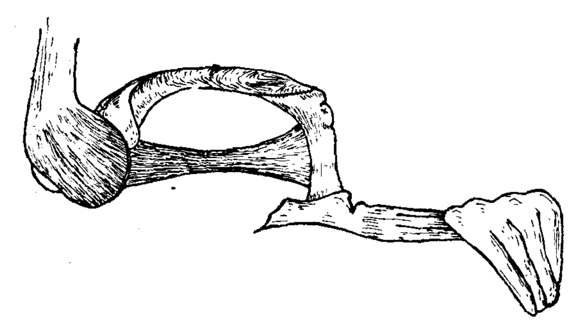


Fig. 24. — Effet de l'absence congénitale du tibia, d'après HOVELACQUE.

de sorte que, celui-ci, retenu par ses deux extrémités, s'incurve nécessairement (1). L'incurvation résulte constamment de la façon dont le tractus tibial s'attache sur le péroné. Hovelacque a constaté des différences à ce point de vue, différences en partie héréditaires et caractérisant des lignées: à ces différences correspondent des modifications plus ou moins accusées dans le mode de flexion du péroné.

Des modifications fonctionnelles ont parfois la même origine « mécanique » et, partant, demeurent aussi très stricte-

(1) A. Hovelacque. Anatomie et morphogénie d'une anomalie héréditaire des membres abdominaux (Absence congénitale du tibia), *Bul. biol. Fr. et Belg.*, Suppl. III, 1920.

ment individuelles; elles résultent d'influences extérieures qui se renouvellent ou se répètent. Certaines plantes annuelles de plaine deviennent bisannuelles, voire vivaces, lorsqu'on les cultive aux hautes altitudes. C'est le cas de *Senecio viscosus, Echium vulgare, Arenaria serpyllifolia*, etc. (1). Ces modifications ont toutes les apparences d'un ajustement fonctionnel au mode de succession des saisons et à la température des hautes montagnes: les conditions favorables à la végétation étant de courte durée, la vie de la plante serait prolongée jusqu'à ce qu'elle ait terminé son cycle évolutif. Le processus est infiniment plus simple: chez toutes les plantes annuelles, bisannuelles ou vivaces, les substances nutritives s'accumulent en général vers la base de la plante et sont généralement consommées au moment de la fructification. La précocité du froid arrête l'activité des plantes, les substances ne sont pas employées au cours de la première année, et la plante ne meurt pas. On obtient le même résultat, en plaine, en supprimant les bourgeons floraux.

Une étude attentive de diverses conformations ou de divers fonctionnements montrerait, sans doute, que nombre d'entre eux dérivent également d'une action mécanique constamment renouvelée et provoquant constamment un effet analogue. Ces nécessités immédiates, conséquences de conditions nouvelles, ne font pas surgir des dispositions nouvelles qui leur soient directement ajustées; elles entraînent des modifications individuelles qui, en principe, ne facilitent ni ne gênent l'existence.

Mais à part ces modifications d'origine mécanique, et dans la genèse desquelles la quantité ni la qualité des échanges ne prennent aucune part, ne s'en produirait-il pas d'autres qui seraient proprement adaptatives, déterminées par le milieu nouveau, et de nature à rendre l'organisme capable de continuer de vivre dans les conditions nouvelles auxquelles il est soumis ? Poser la question, revient à entrer de plain-pied dans le domaine de l' « adaptation » dite morphologique. Il faut l'explorer avec soin, ne perdant jamais de vue les notions que nous venons d'acquérir.

---

(1) Gaston Bonnier, Nouvelles observations sur les cultures expérimentales à diverses altitudes. *Rev. gén. bot.*, 1920.

Lorsqu'ils décrivent les diverses formes animales et végétales, les naturalistes insistent généralement sur les dispositions ou les fonctionnements qu'ils considèrent comme spécialement « adaptatifs » et en correspondance parfaite avec les conditions de vie de l'organisme envisagé. Une analyse serrée nous a déjà montré combien il faut se garder d'admettre sans contrôle l'exactitude de ces affirmations, véritables hypothèses fondées sur une idée préconçue. Il convient maintenant d'examiner la question dans les cas où un changement de milieu est sûrement intervenu. Ne pouvant songer à reprendre ici l'examen de toutes les formes vivantes, nous nous bornerons à quelques exemples. Au surplus, les procédés d'interprétation étant toujours les mêmes, leur valeur propre ressortira de quelques faits précis ; en même temps ressortira l'interprétation rationnelle.

Pour aboutir à celle-ci, il importe, non seulement d'examiner avec soin l'organisme dans ses rapports avec le milieu, mais encore de comparer cet organisme à d'autres organismes conformés comme lui et vivant dans d'autres conditions. Bien des conformations ou des fonctionnements perdront alors à nos yeux leur apparence adaptative ; nous nous rendrons bien compte que l'organisme utilise comme il peut ce qu'il possède ou subit des modifications sans relation véritable avec les exigences du milieu.

Un premier fait, très simple, mais très expressif, est fourni par la manière dont les Notonectes déposent leur ponte sur un substrat. Tous ces Insectes insinuent un à un les œufs dans les tissus végétaux, sauf *Notonecta maculata* qui les fixe sur un substrat quelconque. On peut se livrer à des réflexions faciles sur l'avantage ou le désavantage que présente l'un ou l'autre mode de ponte ; un œuf inséré dans l'épaisseur d'une tige n'est-il pas mieux protégé qu'un œuf simplement collé sur un caillou ? et *N. maculata* ne serait-elle pas moins bien « adaptée » que les autres Notonectes ? Mais l'inutilité de ces réflexions et leur vanité apparaissent clairement quand on constate que les conditions d'existence de *N. maculata* diffèrent un peu de celles des autres Notonectes (1). *N. maculata* nage dans les mêmes mares, pendant

(1) A. Delcourt, *Op. cit.*

les mêmes périodes de l'année; cependant, plus particulièrement photophile, elle se tient dans les zones les plus éclairées. Elle ne subit donc pas exactement les mêmes influences, parce qu'elle ne possède pas exactement la même constitution que les autres. Ces différences, fort légères, se répercutent sur le mode de ponte, l'Insecte colle ses œufs sur un substrat quelconque au lieu de l'insérer dans l'épaisseur des tissus végétaux.

La suite des événements prouve que les premiers se développent aussi bien que les seconds. Et quant au procédé, s'il dépend des circonstances, on ne saurait dire qu'il soit le seul possible. Toutes les Notonectes pourraient pondre de la même manière, sans qu'il en résultât pour elles aucun dommage.

La conformation de la bouche des larves de Dytiques donne l'impression d'une adaptation morphologique très étroite à la vie dans l'eau. Lèvres inférieure et supérieure, en effet, sont soudées et obturent complètement l'orifice buccal; mais les mandibules sont percées, chacune, sur leur

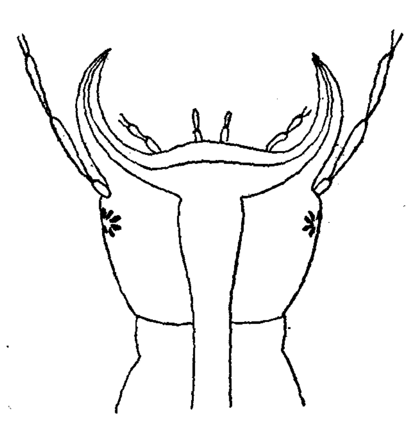


Fig. 25. — Tête de Dytique, pour montrer la conformation des mandibules, d'après PORTIER.

bord interne et au voisinage de leur extrémité, d'un orifice qui communique avec le tube digestif par un fin canalicule (fig. 25 et 26). Ce dispositif entraîne un mode de nutrition

spécial. Les larves de Dytiques ne broient pas, elles sucent; de plus, elles injectent des sucs digestifs dans les tissus de leurs proies; ces tissus, par suite, subissent une digestion sur place, ils se ramollissent et se liquéfient: ce sont ces tissus digérés que la larve aspire (1). Les descripteurs font observer que le mode d'engrenage des deux lèvres et l'obstruction complète de la bouche qui s'ensuit s'accordent avec le mode de digestion externe: disposition et fonctionnement éviteraient à la larve l'absorption d'une grande quantité d'eau; ils

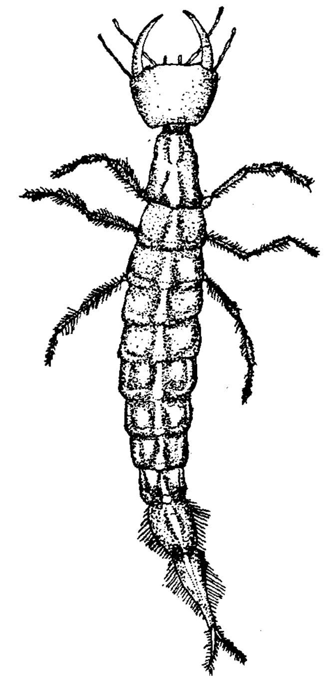


Fig. 26. — Larve de Dytique.

réaliseraient donc une « remarquable adaptation » à la vie aquatique, par le jeu de la sélection ou l'influence modelante du milieu.

Ainsi présentés, isolément, les faits conduisent directement

(1) P. Portier. Recherches physiologiques sur les insectes aquatiques, *Arch. zool. exp. et gén.*, 1911.

à cette conclusion. Elle est, en réalité, de tous points inexacte. Disposition anatomique et fonctionnement ne pourraient passer pour une « adaptation au milieu aquatique » que s'ils caractérisaient les larves aquatiques seules. Or, les larves de Dytiques ressemblent de très près aux larves de Carabes, avec lesquelles elles ont d'incontestables rapports de parenté ; et les larves de Carabes procèdent, vis-à-vis de leurs proies, d'une manière très analogue. Sans doute, leur bouche n'est pas entièrement obturée ; néanmoins l'orifice, encadré par deux mandibules falciformes, en est extrêmement étroit. Tout broyage est impossible et ces larves se nourrissent, forcément, par succion. Si elles étaient aquatiques, l'eau ne pénétrerait pas plus dans l'orifice buccal qu'elle ne pénètre dans les pertuis des mandibules de Dytiques ; mais les larves des Carabiques mènent une vie aérienne et la disposition de leur appareil labio-mandibulaire ne suggère pas l'idée d' « adaptation ». Les larves de Cicindèles, de Fourmilions, de Lampyres, également terrestres, procèdent aussi par succion. Et de même les Hémiptères, larves et adultes : leurs pièces buccales, très allongées, forment par leur ensemble un rostre solide qui s'enfonce dans les chairs animales aussi bien que dans les tissus végétaux, et permet une succion facile. La disposition semble parfaite pour éviter l'absorption d'eau et, à ne considérer que les Hémiptères aquatiques, Nèpes, Ranâtres ou Notonectes, elle donnerait, elle aussi, l'impression d'une « adaptation à la vie aquatique ». Enfin, nombre d'Araignées se nourrissent exclusivement par succion, appliquant fortement leur bouche sur les téguments des proies qu'ils capturent ; ce sont pourtant des animaux terrestres, à de très rares exceptions près.

Les larves de Dytiques ne sont donc ni un cas isolé, ni même un cas spécial à la vie aquatique. Elles le sont d'autant moins que, devenant adultes, les Dytiques perdent cette disposition et acquièrent un appareil buccal broyeur ; les Carabiques subissent une transformation parallèle, aboutissant au même résultat. Et cependant, les Dytiques adultes continuent de vivre dans les mêmes conditions que leurs larves, ils ne quittent pas l'eau, c'est dans l'eau qu'ils capturent leurs proies, c'est dans l'eau qu'ils les déchirent et les avalent. Peut-être avalent-ils en même temps une

certaine quantité d'eau; il ne semble pas, en tout cas, que cette éventualité soit pour eux un grave danger. Dirons-nous que le Dytique adulte réalise ce paradoxe d'être moins bien adapté que sa larve ? Le simple énoncé de la question montre tout l'arbitraire de l'interprétation courante des formes et du fonctionnement. Rien, dans l'allure d'un Dytique quelconque dévorant une proie, ne révèle la moindre gêne et rien n'autorise à dire qu'il éprouve de la difficulté à vivre.

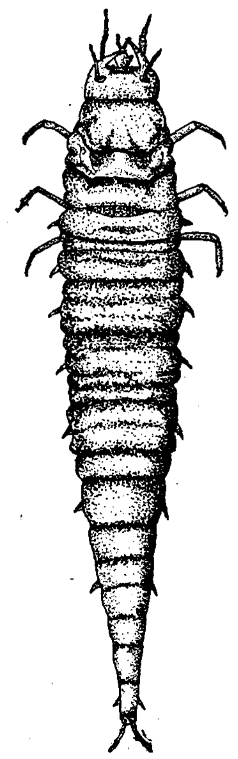


Fig. 27. — Larve d'Hydrophile.

Ces constatations permettent alors de reconstituer les événements de la façon suivante. Les Dytiques sont des Insectes très voisins des Carabes et plus hygrophiles qu'eux; entraînés directement et complètement dans l'eau, ils ont pu

continuer de vivre et leur appareil digestif n'a subi aucune modification spécialement adéquate aux conditions nouvelles. Sans doute, ces Insectes ne ressemblent pas entièrement aux Carabes et, sans doute encore, l'influence du séjour continu dans l'eau a produit sur eux certains effets. Mais ces effets ne sont ni des dispositions ni un fonctionnement spéciaux de l'appareil buccal: les larves suceuses demeurent suceuses, les adultes broyeurs demeurent broyeurs et les deux modes sont directement utilisables dans la vie aquatique.

En somme, nous nous trouvons en face d'une coïncidence entre une certaine manière de vivre et une certaine conformation. La coïncidence devait fatalement se produire. Puisque la même conformation existe chez de nombreux Insectes, toutes les chances étaient pour que plusieurs d'entre eux fussent très hygrophiles et devinssent aquatiques.

Au surplus, la coïncidence contraire devait également se produire. Et non seulement elle s'est produite pour les Dytiques adultes, qui ont un appareil buccal broyeur, mais elle s'est produite pour d'autres Insectes. Les Hydrophiles en fournissent la preuve. Ce sont également des Coléoptères aquatiques, dont les larves (fig. 27) ressemblent, superficiellement, aux larves de Dytiques; en réalité, elles en diffèrent notablement et proviennent, d'ailleurs, d'une tout autre souche. Leur appareil buccal, en particulier, est un appareil broyeur. Or, cette disposition crée aux larves une véritable difficulté quand il s'agit de manger. En effet, en dépit de leur armature buccale, ces larves sont, elles aussi, des larves suceuses qui aspirent les tissus de leurs proies après digestion préalable. Seulement, au lieu d'injecter le suc digestif, comme le font les larves de Carabiques, elles le rejettent à l'extérieur où il est maintenu, par capillarité, « dans une sorte de corbeille formée par les appendices buccaux et l'appareil masticatoire très développé (1) »; en même temps, par le jeu des mandibules et des mâchoires, les larves expriment les tissus de leur proie, les amènent au contact du suc digestif. Les chairs ainsi soumises à un début de digestion sont ensuite absorbées. Mais il est bien évident que si cette manœuvre s'effectuait sous l'eau, les sucs digestifs se répan-

(1) P. Portier, *op. cit.*, p. 178.

draient aussitôt et l'alimentation deviendrait impossible. En fait, il semble qu'une telle larve maintenue sous l'eau ne puisse guère prendre de nourriture; elle ne peut manger que hors de l'eau. Dès qu'elle capture une proie, elle monte à la surface en grimpant sur les bords de la mare, sur une tige de plante, sur un support quelconque; elle ne commence à manger que lorsque la tête émerge. L'alimentation exige donc toute une manœuvre qui, à coup sûr, ne dérive pas d'une « remarquable adaptation ». Visiblement, le mode de fonctionnement n'affecte avec la vie dans l'eau aucune relation étroite, au contraire, pourrait-on dire; il se retrouve, du reste, chez les Argiopides, Araignées à vie terrestre (1). L'Insecte pourtant, continue de vivre dans l'eau, il s'y développe, il s'y reproduit: il est adapté, ses dispositions morphologiques ne gênent pas les échanges, elles ne les facilitent pas non plus; elles sont quelconques par rapport aux conditions du milieu, et simplement utilisables dans ces conditions.

Nous trouvons des faits du même ordre en examinant, toujours chez les Insectes aquatiques, les pattes dites « natatoires ». Lorsque nous pensons à un animal quelconque qui habite dans l'eau, notre esprit établit aussitôt une correspondance entre cet habitat et l'existence d'organes spéciaux de natation. Pourtant, nous l'avons vu, ces organes n'existent pas d'une manière constante et nombreux sont les animaux, les Insectes en particulier, qui n'en possèdent pas. Les Ranâtres, les Nèpes, les larves de Dytiques, celles d'Hydrophiles ont des pattes tout à fait semblables aux pattes d'Insectes terrestres. Sans doute, Nèpes et Ranâtres demeurent le plus souvent sur le fond et nagent mal; par contre, les larves de Dytiques et d'Hydrophiles nagent facilement. Et quant aux Insectes qui ont des pattes « natatoires », il faut bien se rendre compte que celles-ci sont, simplement, les pattes postérieures à peine modifiées, conservant l'aspect général et la constitution habituels. Dans tous les cas, la modification ne dérive nullement d'une nécessité immédiate et n'implique même pas que l'Insecte soit un Insecte nageur. J'ai précédemment cité,

---

(1) Etienne Rabaud, L'instinct paralyseur des Araignées, *C. R. Acad. Sc.*, 1921.

me plaçant à un autre point de vue, les *Aphelocheirus* qui, bien que munis de pattes natatoires, nagent peu et se déplacent surtout en marchant (1).

Assurément, la modification morphologique que nous considérons comme « natatoire » est due aux influences qui résultent de la vie dans l'eau, mais elle n'est qu'une modification utilisable, sans être spécialement adéquate, et moins encore nécessaire, à cette manière de vivre. En principe, tout animal peut nager s'il y est entraîné par un ensemble de

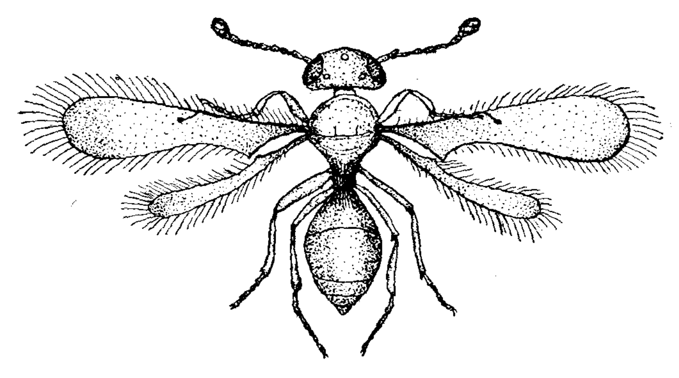


Fig. 28. — *Lymnodytes gerriphagus*, d'après MARCHAL.

circonstances (2) ; il utilise alors l'un quelconque de ses appendices, les ailes y compris. P. Marchal a fait connaître un Hyménoptère, *Limnodytes gerriphagus* (fig. 28), qui pénètre dans l'eau et nage grâce à un mouvement régulier des ailes ; il est, d'ailleurs, capable de voler et ses ailes, ni aucune autre partie du corps, ne présentent rien de très particulier (3). Le déterminisme de ce comportement ne semble guère difficile à reconstituer. L'Insecte est évidemment attiré par l'eau, mais aussi par les œufs d'autres Insectes. En conséquence de cette

(1) V. p. 64.

(2) P. Vayssière signale que les Criquets marocains (*Dociostaurus maroccanus*) tombent souvent à l'eau, mais ne se noient pas. Transportés par le courant, ils parcourent des distances de plusieurs kilomètres, regagnent aisément la rive et envahissent les cultures voisines (P. Vayssière, La lutte contre le Criquet marocain (*Dociostaurus maroccanus*) en Crau en 1920. *Ann. des Epiphyties*, t. VII, 1921).

(3) P. Marchal, Sur un nouvel Hyménoptère aquatique, le *Limnodytes gerriphagus*, *Ann. Soc. ent. Fr.*, 1900.

double attraction, il va, une fois à proximité de l'eau, vers les œufs d'Insectes aquatiques, en l'occurrence les œufs de *Gerris*. Ceux-ci sont pondus soit hors de l'eau, soit dans l'eau à faible profondeur, et à la face inférieure des feuilles de diverses plantes. L'Hyménoptère est donc entraîné à entrer dans l'eau, ce qu'il fait en contournant les feuilles ou en pénétrant directement.

Ce cas n'est pas isolé. Marchal rappelle l'existence d'autres Hyménoptères, également parasites des œufs d'Insectes aquatiques: *Polynema natans*, parasite des œufs de *Calopteryx* et *Preswichia aquatica*, parasite des œufs de Notonectes et de Dytiques. Le premier nage avec ses ailes, le second avec ses pattes qui ne présentent aucune modification évidente. Tous ces animaux, en somme, sont amenés par leurs affinités à vivre d'une certaine manière ; dans la mesure où cette manière n'oppose pas un obstacle irréductible aux échanges, ils continuent de vivre ; ils se comportent alors en fonction des dispositions anatomiques et des fonctionnements qui les caractérisent au moment où ils se trouvent soumis aux conditions nouvelles. Les modifications qui surviennent ultérieurement résultent des échanges nouveaux que l'organisme fait avec le milieu ; elles n'aident pas à vivre, elles n'améliorent pas les rapports de l'organisme et des conditions qui lui sont faites: nous ne les interprétons ainsi, toutes quelles qu'elles soient, qu'à la faveur d'une idée préconçue.

C'est ainsi que les naturalistes constatant, chez les Arthropodes cavernicoles, des formes grêles et allongées, les prennent, non pas pour un effet de la vie dans les grottes, mais pour une compensation à l'impossibilité de voir, pour une adaptation à l'obscurité plus encore qu'à la cécité. Que cette disposition dépende de l'action directe du milieu on n'en saurait douter ; qu'elle dépende *nécessairement* des conditions de vie à l'obscurité ou de la cécité et leur soit vraiment adéquate, nous pouvons nettement le nier. Précédemment, j'ai montré que cet allongement du corps et des appendices ne correspond, en aucune façon, à l'impossibilité de voir, puisque nombre d'Arthropodes aveugles, mais vivant en surface, ne présentent nullement ce caractère. Il est maintenant facile de compléter ces indications et de montrer

que cette disposition des appendices exprime simplement la qualité des échanges que les cavernicoles effectuent avec leur milieu spécial. L'obscurité joue un rôle; elle ne le joue pas en supprimant la possibilité de voir, mais en modifiant le métabolisme dans son ensemble. D'ailleurs, l'obscurité n'intervient pas seule: la constance de la température et de l'humidité, ainsi que la saturation hygrométrique de l'atmo-

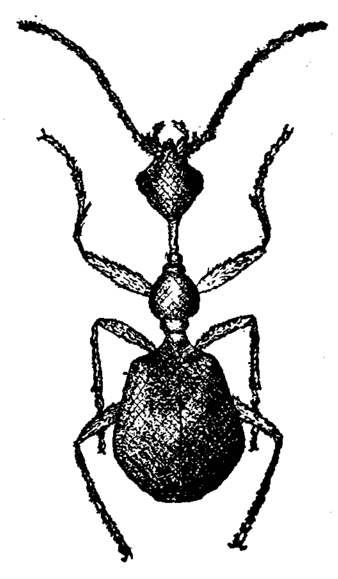


Fig. 29. — *Selina natalensis*, d'après ALLUAUD.

sphère exercent également leur influence sur ce métabolisme. Pour tout dire, ces Arthropodes aux formes grêles méritent l'épithète d'étiolés que l'on applique aux plantes poussant dans des conditions analogues. Rien n'est plus instructif que de comparer deux Arthropodes très voisins, deux Carabiques par exemple, ayant tous deux des membres allongés, l'un vivant en surface, l'autre dans les cavernes. *Selina natalensis*, décrit par Alluaud, est particulièrement frappant à cet égard (1). Ce Carabique (fig. 29) possède des yeux très

(1) Ch. Alluaud, Contributions à l'étude des Carabiques d'Afrique et de Madagascar, *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1918, p. 223.

développés, de longues pattes et de longues antennes; mais ces appendices longs ne sont pas grêles et font contraste avec les appendices de longueur comparable d'un Carabique cavernicole. Or, *S. natalensis* vit à l'air libre, au moins une partie du temps, et son métabolisme s'en ressent.

Certains Insectes vivant dans les terriers de Mammifères ou dans les nids d'Oiseaux fournissent d'autres indications non moins significatives. Les « microcavernes » ont, avec les cavernes proprement dites, d'étroites analogies au point de vue de la température, de l'humidité et de l'éclairement. Mais ces analogies, si profondes soient-elles, ne vont pas jusqu'à l'identité. Généralement situés à une faible distance de la surface, les terriers et les nids conservent avec l'extérieur des relations plus immédiates que les grandes cavités souterraines; par suite, les conditions de constance thermique et hygrométrique, les conditions d'éclairement, sont beaucoup moins rigoureuses. Dès lors, les Arthropodes « pholéophiles », ainsi que les nomme Falcoz (1), subissent bien des modifications des échanges comparables à celles que subissent les cavernicoles, mais ils ne les subissent pas avec la même intensité. En conséquence, les modifications qu'ils éprouvent, tout en étant de même sens, sont beaucoup moins marquées. Les appendices s'allongent bien, seulement ils ne s'allongent pas tous et ne s'allongent pas autant. Ce sont surtout les membres postérieurs qui s'allongent et deviennent grêles; parfois même, l'allongement, très peu marqué, ne porte que sur le dernier article des tarses. Quant aux antennes, elles ne s'allongent que très exceptionnellement, et toujours d'une façon peu accusée. De toute évidence, la « compensation à l'impossibilité de voir » n'entre pour rien dans ces modifications; l'allongement des membres postérieurs, en particulier, ne saurait empêcher un animal de buter contre un obstacle. Au surplus, tous les cavernicoles n'ont pas les appendices grêles et allongés. Les mêmes conditions, agissant sur des organismes différents, ne déterminent pas les mêmes conséquences. C'est ainsi que Jeannel décrit deux *Trechus*, aveugles tous deux, mais dont l'un vit sous les pierres (*T.*

(1) L. Falcoz, Contribution à l'étude de la faune des Microcavernes; faune des terriers et des nids, *Th. Fac. Sc. Lyon*, 1914.

macedo), l'autre dans les grottes (*T. jonescoi*) et qui ont, tous deux, les membres robustes. L'influence de la vie souterraine stricte se traduit simplement, chez le second, par un faible allongement des antennes, qui n'atteint pas un millimètre (1). Même en tenant compte des dimensions du corps des deux Carabes (5 mm. 5 et 4 mm. 5), la différence est insignifiante en tant que « compensation » à l'impossibilité de voir. Nous avons constaté, d'ailleurs, que chez d'autres cavernicoles, les Isopodes notamment, les dimensions des appendices ne subissent aucune modification.

En fait, quand ces dimensions varient, elles varient uniquement en fonction des échanges. Allongement et gracilité expriment un certain métabolisme et nullement un rapport de cause à effet entre une forme déterminée et les nécessités immédiates de l'existence des organismes. Attirés dans un milieu humide, obscur et de température constante, les organismes éprouvent aussitôt des modifications morphologiques quelconques: et c'est toujours guidés par l'idée préconçue que nous les rapportons, non pas à leur cause véritable, mais aux exigences supposées d'une certaine manière de vivre.

Les mêmes constatations et les mêmes conclusions s'imposent à nous, avec plus de force encore, s'il se peut, quand nous examinons les modifications subies par les Epinoches (*Gasterosteus leiurus*) qui passent de l'eau douce à l'eau salée. Quelle que soit la cause qui détermine le changement de milieu, il a pour conséquence immédiate des variations de la forme (2). La taille de l'Epinoche d'eau douce (fig. 30) ne dépasse guère 5 cm. 1/2; elle possède, sur les côtés du corps, 5 à 6 plaques écailleuses, dont les unes, assez longues, s'étendent de la partie dorsale de l'animal aux confins de sa partie ventrale; en outre, elle porte, sur le dos, trois épines, dont une très courte. Dans l'eau salée, la longueur du corps s'accroît sensiblement, elle atteint au moins 6 cm. et va jusqu'à 8 cm. chez certains individus; les épines dorsales

---

(1) R. Jeannel, Deux *Trechus* aveugles nouveaux de l'Europe orientale, *Bul. Soc. ent. Fr.*, 1920.
(2) R. Florentin, Etudes sur la faune des mares salées de Lorraine, *Ann. Sc. nat. Zool.*, 1899.

s'allongent aussi et deviennent plus robustes; enfin, les plaques écailleuses se multiplient et leur nombre passe, suivant les individus, de 5 à 10.

De ces transformations, les deux premières ne soulèvent aucune difficulté. L'augmentation de la longueur du corps ou

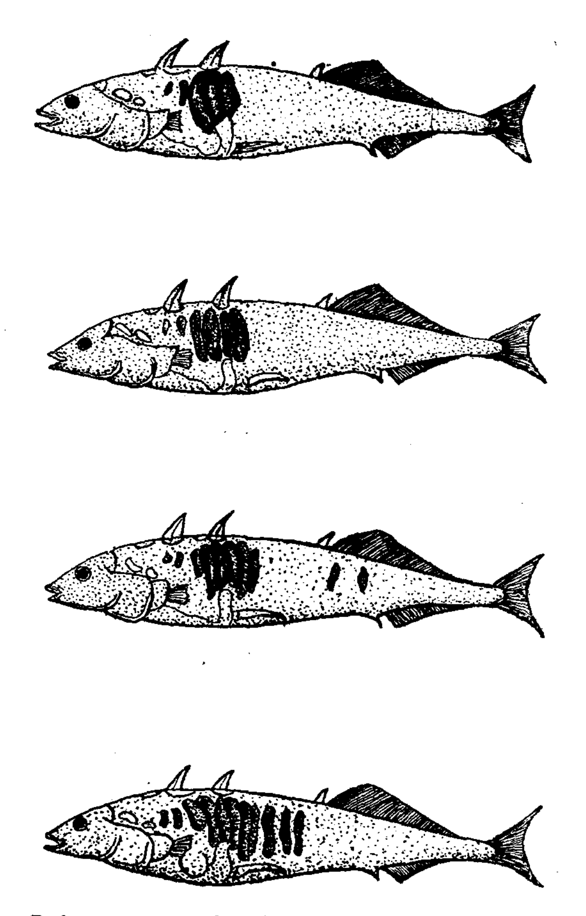


Fig. 30. — Différents aspects des plaques de l'Epinoche, d'après FLORENTIN.

de l'épaisseur des épines ne procure évidemment aucun avantage ni désavantage aux Epinoches; c'est, manifestement, le simple résultat du métabolisme spécial du Poisson dans l'eau salée. Quant aux plaques écailleuses, on les

considère généralement comme une « cuirasse » qui protégerait le Poisson contre les effets de la salure. Et, de fait, certaines Epinoches marines ou d'eau saumâtre ont un revêtement de plaques écailleuses presque complet, recouvrant tout le corps, de la tête à la nageoire caudale. A coup sûr, la simple comparaison des Epinoches marines et d'eau douce produit une vive impression; en constatant que la multiplication des écailles des unes se produit sous l'influence de l'eau salée, on incline à penser que la « cuirasse » des autres correspond à quelque nécessité urgente de l'existence. Les raisons plausibles ne sont pas évidentes, mais on peut en imaginer. Dans la mer, la concurrence est plus active, les animaux carnassiers plus nombreux, la cuirasse constituerait une véritable défense. On peut encore supposer que l'action du sel détermine un courant osmotique fâcheux pour la vie des Poissons.

La première raison n'aurait, sûrement, aucune valeur. Les eaux douces renferment des carnassiers, comme les eaux salées; ce ne sont pas les mêmes, mais ils ne sont pas moins nombreux, ni moins dangereux. Diverses larves d'Insectes s'attaquent à une proie de la taille d'une Epinoche; les eaux douces hébergent des Poissons carnivores et d'autres prédateurs. La cuirasse ne paraît pas moins utile à ce point de vue dans ce milieu que dans un autre, et si sa persistance, son développement, dérivent d'un travail de sélection, toutes les Epinoches devraient posséder une cuirasse développée, puisque toutes en possèdent au moins l'amorce.

Reste alors l'hypothèse que la multiplication des plaques écailleuses protégerait les Epinoches contre les effets nocifs de l'eau de mer. Cette hypothèse ne vaut pas mieux que la précédente. En effet, pour que ces plaques jouent un rôle protecteur, encore faut-il qu'elles existent. Or, au moment où les Epinoches passent de l'eau douce dans l'eau salée, les plaques n'existent qu'en nombre restreint et ne se multiplient pas instantanément; l'animal se trouve donc, dans son nouveau milieu, aussi peu « protégé » qu'il l'était dans l'ancien; il survit, cependant, il fait souche de descendants; en un mot, il est *adapté* bien avant que n'apparaissent les plaques écailleuses surnuméraires. Même, chez certains individus, leur nombre dépasse à peine celui qui caractérise

les Epinoches d'eau douce; dans tous les cas, les plaques ne recouvrent jamais qu'une partie insignifiante du corps. De toutes façons, l'apparition de ce revêtement suit, à échéance trop longue, la pénétration du Poisson dans le nouveau milieu pour pouvoir opposer le moindre obstacle à l'action de l'eau de mer; l'influence des divers sels dissous a tout le temps de s'exercer: les plaques, loin de constituer par elles-mêmes l'adaptation, n'en sont qu'une conséquence, sans effet utile comme aussi sans effet nuisible. La conclusion, au surplus, demeure rigoureusement exacte, que les Epinoches aient pénétré dans l'eau salée à l'état adulte ou y aient été transportées à l'état d'œuf.

Dès lors, la conclusion s'étend aux Epinoches marines proprement dites, largement revêtues de plaques écailleuses. En raison des constatations faites sur les Epinoches d'eau douce transportées dans l'eau salée, nous pouvons affirmer que le revêtement si complet qui caractérise les premières n'a nullement la valeur d'une « adaptation morphologique »; pour les unes comme pour les autres, ce revêtement résulte des échanges spéciaux qu'elles effectuent avec le milieu salé, marin ou non. Nous ne saurions d'ailleurs préciser si ce sont les sels qui interviennent, quels sels et de quelle manière, ou si ce sont les matériaux nutritifs que l'animal trouve dans le milieu nouveau. Dans aucun des deux cas, répétons-le, les dispositions morphologiques ne contribuent à assurer l'existence dans le milieu; elles sont une conséquence de l'adaptation et non cette adaptation.

Un autre fait, non moins expressif, ressort des recherches de Thienemann sur les Salmonides du lac de Loach. Deux Salmonides, *Coregon marœna* et *C. fera*, avaient été mis dans ce lac en 1866 et 1872. La première espèce a disparu et le lac est actuellement habité surtout par une espèce nouvelle, qui dérive nécessairement de l'une des deux précédentes. Cette espèce diffère de *C. fera* par diverses particularités, notamment par les lames branchiales, qui sont en nombre double et forment un filtre plus serré que chez tout autre Corégonide (fig. 31). Suivant l'auteur, cette disposition correspondrait à un changement de régime alimentaire nécessitée par la faune du lac, les Corégons nouveaux se nourrissant

de plancton relativement fin et non de proies plus volumineuses, telles que des larves de *Pisidium* et autres Mollusques d'eau douce (1). Qu'il y ait une relation entre le régime alimentaire et la disposition anatomique, on peut en douter; mais on ne peut admettre en tout cas que la disposition anatomique ait précédé le changement de régime. Même en supposant que le lac de Loach ne renferme pas assez de proies volumineuses pour nourrir une population de Salmo-

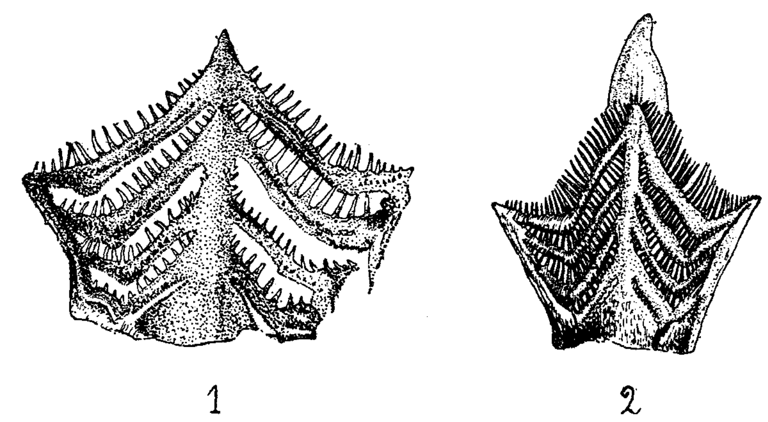


Fig. 31. — Branchies des Corégonides : I. *Coregon fera*; II. Forme nouvelle, d'après THIENEMANN.

nides, ceux-ci auraient aussi bien absorbé du plancton tout en conservant les lames branchiales à interstices relativement larges. Rien ne prouve d'ailleurs, quoiqu'on en ait dit, que les lames branchiales aient pour effet de retenir des particules alimentaires dans le tube digestif; leur attribuer ce rôle, c'est précisément admettre, a priori, l'adaptation morphologique. Or, il s'agit donc, non d'un effet local provoqué par la diminution de taille des proies, mais d'une relation d'ordre général. En aucune manière la nécessité d'un changement de régime déterminé par la rareté ou l'absence de certaines proies ne saurait entraîner une variation morphologique *préalable*. Il faut, au surplus, remarquer que la variation porte

(1) A. Thienemann, Die Entstehung einer neuen Coregonenform in einem Zeitraum von 40 Jahren, *Zool. Anz.*, 1911.

sur l'ensemble de la branchie et non pas seulement sur le nombre des lames. Le régime alimentaire n'est donc pas directement en cause.

Pour comprendre la signification véritable de cette variation et toute sa portée générale, il faut reconstituer les événements dans leur ordre de succession nécessaire. Les Corégonides ont été transportés dans le lac Loach, transport passif comparable à celui auquel sont soumis nombre d'animaux et de plantes, mais également comparable aux déplacements actifs d'organismes attirés vers un nouveau milieu, puisque l'attraction, toujours quelconque, n'implique nullement une possibilité de vivre. Dans ce nouveau milieu, les Corégonides subissent des influences diverses, qui ne sont pas toutes analogues à celles qu'ils subissaient auparavant: ces influences engendrent un nouveau système d'échanges. Celui-ci n'a pas été durable pour l'une des espèces, qui a disparu; il a été durable pour l'autre, qui a survécu. Mais l'adaptation a été suivie, pour nombre d'individus, d'un changement constitutionnel considérable, qui s'est traduit par une variation morphologique. Cette dernière n'a point fait obstacle aux échanges ; notamment elle n'a pas rendu impossible un nouveau régime alimentaire, mais elle n'a procuré au Poisson aucun avantage : le Corégonide transformé a donc subi une disposition née en fonction de son système d'échanges, sans rapport nécessaire avec la persistance de la vie.

Une infinité d'autres variations nous mène à la même conclusion. Nous avons constaté, plus haut, que les animaux cavernicoles aveugles avaient très probablement perdu les yeux avant d'entrer dans les grottes. Le moment est venu de montrer que cette cécité provient, pourtant, de la vie à l'obscurité, sans avoir, néanmoins, de rapports nécessaires avec l'absence d'éclairement. Pour s'en convaincre, il suffit de se souvenir que les cavernicoles dérivent d'animaux hygrophiles, vivant sous les feuilles mortes ou sous les pierres. C'est forcément dans cet habitat qu'ils ont perdu les yeux, et la question se pose, précisément, de savoir comment. A coup sûr, l'obscurité n'est pas le facteur nécessaire de la cécité; celle-ci peut dériver, nous le savons, de causes extrêmement

diverses: Allen et Sexton (1), en croisant des variétés de *Gammarus* munis d'yeux, obtiennent des hybrides aveugles. Lœb, fécondant *Fundulus heteroclitus* par un *Menidia,* obtient également des hybrides soit sans yeux, soit avec des yeux très réduits: parfois les yeux dégénèrent au cours du développement. Lœb obtient le même résultat en faisant développer des œufs de *F. heteroclitus* de race pure dans de l'eau à basse température additionnée de cyanure de potassium (2). Dès lors, nous sommes conduits à remarquer que l'obscurité n'est pas plus la caractéristique essentielle de l'habitat sous les pierres ou analogues qu'elle ne l'est de l'habitat dans les cavernes. Outre les conditions d'humidité et de température, il en est une autre, plus marquée que partout ailleurs: le confinement. Sous les pierres ou sous les feuilles, l'espace est, assurément, beaucoup plus limité que dans les grottes, et l'on doit se demander si la disparition des yeux ne résulte pas, finalement, de la modification des échanges généraux due aux conditions réalisées par un air confiné et saturé de vapeur d'eau. C'est cette modification des échanges généraux qui ressort des expériences de Lœb, comme elle ressort de celles de Ferronnière avec un Annélide, *Protodrilus schneideri,* dont les yeux disparaissent sous l'influence prolongée d'une eau sursalée (3).

Au surplus, il ne faut point exclure l'absence de lumière des conditions qui déterminent la disparition des yeux comme conséquence d'une modification des échanges généraux. Ferronnière fait intervenir l'obscurité dans ses expériences et lui attribue une action. De son côté, J. Berninger montre nettement que l'obscurité prend part à la production de la cécité chez certaines Planaires. Tant qu'elles sont bien nourries, l'éclairement ne joue aucun rôle décisif, les yeux persistent à l'obscurité ; mais dès qu'elles sont soumises au jeûne, l'éclairement acquiert toute son importance : à

---

(1) Allen and Sexton, The loss of the eye pigment in *Gammarus Chevreuxi*. A mendelian study. *Journ. of the marin biol. Assoc. of the united Kingdom.*, t. II, 1916-1918.

(2) J. Lœb, The blindness of the Cave fauna and the artificial production of blind fish embryos by heterogeneous hybridization and by low temperature. *Biol. Bull.*, 1915.

(3) G. Ferronnière. Etudes biologiques sur la forme supra littorale de la Loire-Inférieure. *Bull. Soc. sc. nat. Ouest*, t. XI, 1901.

la grande lumière les yeux persistent, ils disparaissent à l'obscurité (1). Leur disparition n'est évidemment pas l'effet direct de l'obscurité, elle ne dépend pas de l'absence de telle ou telle radiation, il n'y a pas le moindre rapport morphologique immédiat entre l'effet produit et l'agent mis en jeu : l'effet produit est la manifestation localisée d'un certain système d'échanges ; et comme le système d'échanges varie, à l'obscurité, suivant que l'organisme est à jeun ou bien nourri, la manifestation varie d'une manière corrélative. Conséquence de la vie dans un milieu donné, la perte des yeux ne correspond, en aucun cas, à une utilité immédiate ou médiate, à une nécessité du comportement de l'organisme dans ce milieu.

L'évidence de cette conclusion s'impose encore quand, au lieu des cavernicoles, on considère les aquicoles. Ceux-ci possèdent très généralement des yeux, mais souvent ils sont dépourvus d'ocelles, témoins les Hydrocorises, Notonectes, Naucores, Plea, etc. Les Hémiptères ripicoles, au contraire, tels que *Pelagonus*, qui vivent, tout à côté, sur le bord des mêmes eaux, possèdent des ocelles. Pourtant, une vision diminuée ne facilite certainement pas la vie dans l'eau, et l'on ne peut considérer l'absence des ocelles comme directement en rapport avec les nécessités de l'existence, ni davantage avec les conditions de l'éclairement.

L'étude de l'aptérisme chez les Insectes offre un parallélisme très grand avec celle de la cécité. Les ailes manquent à la plupart des cavernicoles, et les spécialistes s'accordent à penser qu'elles leur manquaient, comme les yeux, au moment où ces animaux pénétraient dans les grottes. Que cette manière de voir soit exacte ou non, que les ailes aient disparu là où ailleurs, la question reste entière.

Admettra-t-on que la disparition des ailes soit un effet du non-usage ? L'hypothèse se défend d'autant moins que, dans la même espèce, existent des individus de même sexe, les uns ailés, les autres aptères. S'arrêtera-t-on à l'idée de préadaptation ? Elle paraît ici tout à fait ridicule ; l'absence

(1) J. Berninger, Ueber die Einwirkung des Hungers auf Planarien, *Zool. Jahrb.*, 1911.

d'ailes, en effet, ne procure aucun avantage dans aucun milieu, puisqu'il suffit à l'animal ailé de ne pas se servir de ses ailes. D'une façon plus générale, enfin, on ne voit guère en quoi l'aptérisme concorde spécialement avec un genre de vie plutôt qu'avec un autre. Darwin avait imaginé que les Insectes habitant les îles tiraient avantage de ne point voler, car ils évitaient ainsi d'être poussés par le vent vers la mer. Mais cette raison ne vaut guère mieux que la plupart des raisons fournies pour démontrer la réalité de la sélection. Un fait précis, d'ailleurs, met toutes choses au point. Ferton (1) constate qu'à Bonifacio les Apiaires, ainsi que les *Bembex*, volent en nombre particulièrement considérable au moment où soufflent les vents violents d'Ouest, qui vont précisément vers la mer; ces mêmes Insectes cessent de voler quand le vent devient trop fort. Dans son ensemble, la faune des Apiaires de cette partie de la Corse ressemble à celle des régions méditerranéennes continentales. Parmi les Pompilides, les espèces les plus communes, *Pompilus vagans*, *P. pectinipes*, *Priocnemis opacus*, sont celles qui font le moins usage de leurs ailes; mais leurs ailes ne sont en aucune manière atrophiées et rien ne prouve que la prédominance de ces espèces ait le moindre rapport avec l'habitat à la pointe d'une île. Au surplus, il ne s'agit pas d'aptérisme, mais d'usage plus ou moins fréquent des ailes — et un animal peut toujours cesser de voler quand le vent ou toute autre influence l'en empêche.

Bien d'autres raisons ont été envisagées pour rendre compte de l'aptérisme. Souvent il exprime un dimorphisme sexuel. Dans nombre d'espèces, les femelles sont aptères et les mâles ailés: Lampyres, Driles, Mutilles, Orgyies, certaines Mantides et tant d'autres. Partant de l'idée préconçue d'adaptation, les naturalistes s'ingénient à trouver l'avantage de ce dimorphisme, avantage se confondant, pour eux, avec la cause. Ils n'y parviennent pas toujours et quand, d'aventure, ils y parviennent, les raisons qu'ils donnent manquent de solidité. Touchant les Lampyres, par exemple, ils supposent que la phosphorescence des femelles suffit pour attirer

(1) Ch. Ferton, Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs, 2e série, *Ann. Soc. ent. Fr.*, 1902.

les mâles ; par suite, elle supprime la nécessité d'un déplacement actif de ces femelles et évite un effort inutile. Mais cette hypothèse n'est pas exacte, car, outre que les œufs des Lampyres brillent d'un vif éclat sans aucune nécessité (1), les Lucioles des deux sexes sont phosphorescentes et possèdent des ailes, tandis que les Orgyies femelles, qui se déplacent aussi peu que les Lampyres femelles, n'émettent aucune

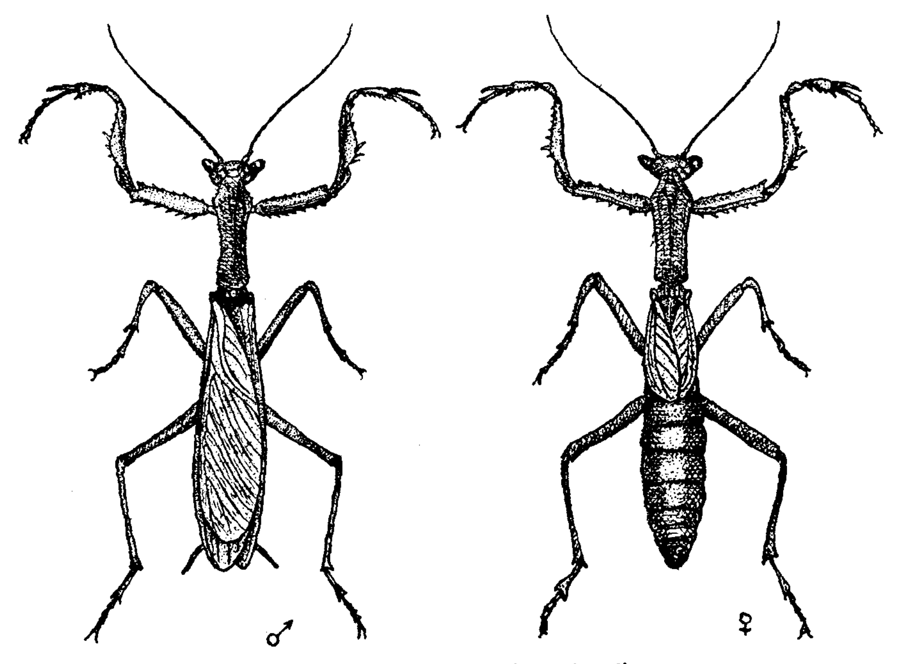


Fig. 32. — *Ameles*, mâle et femelle.

lumière. D'autre part, parmi les Mantides, les femelles de plusieurs espèces (*Mantis, Empusa*) ont des ailes et peuvent voler tant que l'accroissement des ovaires ne les rend pas trop lourdes ; par contre, les femelles de plusieurs autres

(1) La phosphorescence des œufs n'est pas spéciale aux Lampyres. Ch. Julin, dans son remarquable travail sur *Pyrosoma giganteum* (*Zool. Jahrb.* Suppl. XV, 1912), a montré que les cellules du testa des œufs de ce Tunicier sont des organes lumineux. Or, quelle que soit l'hypothèse par laquelle on essaye d'établir la valeur adaptative de la phosphorescence des Pyrosomes adultes, elle n'implique pas la phosphorescence des œufs.

(*Ameles*) sont pratiquement aptères : toutes, pourtant, vivent dans les mêmes conditions, se reproduisent aussi bien, et l'on ne voit pas que l'absence d'ailes, caractère sexuel secondaire (fig. 32), procure aux femelles d'*Ameles* un avantage quelconque.

En réalité, ni la vie insulaire, ni l'attraction sexuelle n'ont aucune action véritable. Ce sont là des causes imaginaires qui dérivent du concept de finalité sous ses formes les plus diverses ; elles n'ont aucun rapport avec le déterminisme du phénomène. La disparition des ailes, comme celle des yeux, dépend bien plutôt du métabolisme des animaux, en fonction des influences auxquelles ils sont soumis. Des faits nombreux le démontrent.

Les conditions d'oxygénation jouent notamment un rôle important. Dewitz a obtenu des Mouches à ailes avortées, ou des Mouches incapables de voler, en les faisant développer dans l'air confiné (1). Ces conditions correspondent à celles que bien des Insectes trouvent dans l'habitat où leurs affinités les entraînent, ainsi que nous venons de le voir. Les hygrophiles ou les sténophotes sont également conduits à vivre dans un air mal renouvelé, sous les pierres ou dans la terre, de sorte que la cause même qui détermine la cécité détermine aussi l'aptérisme. Mais il ne détermine pas forcément les deux à la fois, tous les organismes ne réagissant pas de même manière aux mêmes influences. Beaucoup de Carabiques non cavernicoles sont aptères, mais ont des yeux ; ils vivent sous les pierres, sous les feuilles mortes où leur hygrophilie les maintient d'une façon presque constante dès les premiers moments de leur vie larvaire. Des larves d'autres Insectes vivent sur les racines des plantes ou dans les tissus végétaux, telles les larves de Charançons, hygrophiles ou lucifuges à un degré plus ou moins accusé. La plupart des adultes de ce groupe sont ailés, vivent et pondent sur les plantes, en pleine lumière ; quelques-uns sont aptères, tel *Otiorynchus sulcatus* dont la larve vit en terre, rongeant les racines, dans des conditions de confinement maximum ; l'adulte vit en surface, comme les autres Charançons, il mange les pousses des

(1) J. Dewitz, a) Der Apterismus der Insekten, seine künstliche Erzeugung und seine physiologische Erklärung, *Arch. f. Anat. und. Phys.*, 1902.
b) L'aptérisme expérimental des Insectes. *C. R. Acad. Sc.*, p. 54, 1912.

diverses plantes, de la Vigne en particulier, et les ailes ne seraient certainement pas pour lui un désavantage, bien qu'il sorte surtout la nuit. Ce cas est particulièrement remarquable: les conditions d'existence de l'adulte n'impliquant en aucune façon la disparition des ailes, au contraire pourrait-on dire, on ne peut guère hésiter à établir une relation entre l'aptérisme de l'Insecte parfait et l'habitat de la larve (1).

D'autres conditions, du reste, aboutissent au même résultat, en modifiant aussi les oxydations. Les températures basses diminuent les échanges et, notamment, les échanges respiratoires. Dewitz en fournit la preuve expérimentale : diverses larves, en particulier des larves de *Polistes gallica*, Hyménoptère constamment muni d'ailes, soumises à une température basse, donnent des Insectes parfaits aptères. De leur côté, F. Picard et J. Lichtenstein constatent que *Sycosoter lavagnei*, Hyménoptère braconide, parasite de l'Hypobore du Figuier, présente un dimorphisme caractérisé par l'absence d'ailes (3). Ce dimorphisme, incontestablement saisonnier, dépend sans doute de la température (4) ; les Insectes parfaits qui éclosent de la fin de septembre à la fin de mai sont aptères pour la plupart, les individus ailés vont en diminuant de nombre pendant le courant d'octobre, puis disparaissent complètement jusqu'à la fin de mai, où reparaissent les individus ailés. Ceux-ci deviennent rapidement de plus en plus nombreux, puis les aptères disparaissent, et le cycle recommence. Les Chalcidiens du genre *Isosoma*, étudiés par Webster et Reeves, ont également une génération aptère au printemps et une génération ailée en été. L'alternance dépendrait de la nourriture plus encore que de la température, car, suivant Webster et Reeves, les larves trouvent, au printemps, une alimentation plus succulente qu'en été. L'opinion de F. Picard paraît plus exacte: les facteurs efficients sont certainement multiples, chacun ayant, au gré des circonstances, une importance prépondérante ou secon-

---

(1) On peut se demander si les larves qui vivent à l'intérieur des tiges, des feuilles ou des capitules ne profitent pas, en quelque mesure, de la production intense d'oxygène dont ces tissus sont le siège.

(2) J. Dewitz, *op. cit.*

(3) J.-L. Lichtenstein et F. Picard, Etude morphologique et biologique de *Sycosoter lavagnei*, hécabolide parasite de l'*Hypoborus ficus*, *Bull. biol. Fr. et Belg.*, 1917.

(4) F. Picard, *op. cit.*

daire. L'influence de la température ne semble pas niable en ce qui concerne *Sycosoter lavagnei;* celle du régime alimentaire intervient peut-être aussi en ce qui concerne les *Isosoma.*

Du reste, les récentes expériences de Shinji (1), confirmant celles de Clarke (1901) et de Neids (1912), tout en mettant en évidence le rôle des matériaux nutritifs, montrent qu'il n'est pas exclusif. Shinji plante des tiges de Rosier portant des Pucerons frais éclos, les unes dans du sable saturé d'une solution de différents sels (antimoine, étain, magnésium, mercure, nickel, plomb, zinc) ou de sucre, les autres dans du sable imprégné de solutions d'autres substances (acide acétique, alcool, alun, tannin, sels de calcium, de potassium, strontium): les Pucerons du premier lot acquièrent des ailes, ceux du second demeurent presque tous aptères. Or, l'effet produit est, en partie, lié à la température, à l'espèce mise en expérience, à la phase du développement auquel se trouvent les Pucerons quand ils sont soumis à l'alimentation spéciale. La température agit, d'ailleurs, aussi bien en modifiant les matériaux nutritifs qu'en modifiant le métabolisme.

Tous ces faits concordent entièrement et prouvent que l'aptérisme résulte, au même titre que toutes les dispositions anatomiques, non pas d'une condition spéciale et souvent accessoire d'un milieu, mais d'un ensemble de conditions. Avec les autres dispositions et les autres fonctionnements de l'individu, il forme un système anatomo-physiologique qui traduit tout un métabolisme. Que les ailes existent ou non, le comportement peut rester le même: les individus ailés de *Sycosoter lavagnei* utilisent peu leurs ailes et se comportent exactement comme les individus aptères ; bien mieux un Diptère étudié par L. Mercier (2) possède des ailes fort bien développées, mais pourvues d'une musculature insuffisante; les individus les moins mal partagés peuvent effectuer un vol court, tous se déplacent en marchant. Chez la Nèpe (3), les

---

(1) G. O. Shinji, A contribution to the physiology of Wing development in Aphid. *Biol. Bull.*, t. XXXV, 1918.

(2) L. Mercier. Variation dans le nombre des fibres des muscles vibrateurs longitudinaux chez *Chersodromia hirta.* Perte de la faculté du vol. *C. R. Acad. Sc.*, 1920.

(3) F. Brocher, La Nèpe cendrée, *Arch. de Zool. exp. et gén.*, t. 55, 1916.

ailes persistent, bien que les muscles alaires aient disparu et soient remplacés par des trachées.

Au surplus, la conclusion qui se dégage de ces faits s'applique, dans ce qu'elle a de général, à tous les organismes aptères ou ailés, mais volant mal, apparentés à des individus bons voiliers. Leurs dispositions anatomiques et leur incapacité physiologique dépendent toujours de conditions diverses, sans avoir de relation de cause à effet avec une particularité quelconque de leur genre de vie; ce n'est, en aucun cas, une « adaptation » morphologique. D'ailleurs, la possibilité inverse ne doit pas être exclue: l'apparition d'organes aliformes, capables ou non de fonctionner comme ailes, chez des descendants d'animaux aptères.

Ainsi, par des voies diverses, tous ces faits conduisent à la même conclusion. D'autres encore y conduisent également.

La dépigmentation des téguments caractérise, on le sait, les animaux cavernicoles et découle directement de la vie à l'obscurité. La nature des échanges intervient, sans aucun doute, d'une façon directe et immédiate dans la genèse des pigments. Mais qu'ils se forment ou ne se forment pas, le fait n'a aucune relation nécessaire avec le genre de vie résultant de l'habitat dans les cavernes. Du reste, tous les cavernicoles ne sont pas également dépigmentés.

De même, P. de Peyerimhoff (1) constate que les dispositions extérieures d'un Coléoptère psélaphide, *Bythinus diversicornis*, varient suivant les régions (fig. 33). Partout, cet Insecte vit dans la terre, de sorte que les conditions et les nécessités immédiates de sa vie restent très comparables. Néanmoins, la forme des antennes, le développement des ailes et des yeux changent suivant quatre modes distincts, corrélativement à la répartition géographique.

a) Dans le massif de Mouzaïa le mâle est ailé, foncé, pourvu de gros yeux comprenant 25 à 30 ommatidies; le premier article des antennes, très volumineux, porte à l'intérieur un tubercule tronqué. Les yeux de la femelle sont deux fois plus petits.

---

(1) P. de Peyerimhoff, Les variations de l'œil et de l'antenne chez *Bythinus diversicornis*, *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1915.

b) En Kabylie, l'Insecte est encore ailé, mais il perd un peu de pigment. Les yeux du mâle n'ont plus que 10 à 12 ommatidies, ceux de la femelle 5 à 8. Les antennes, volumineuses, portent un tubercule plus petit.

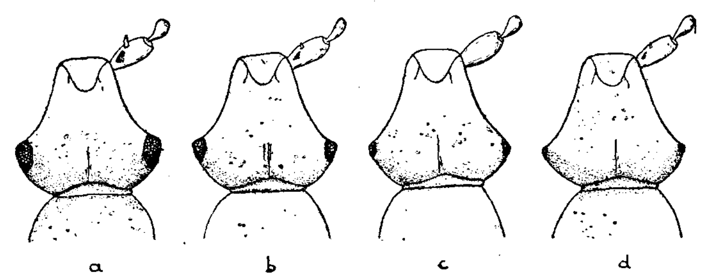


Fig. 33. — *Bythinus diversicornis,* d'après PEYERIMHOFF.

c) En Khroumirie, la réduction du pigment s'accentue ; les yeux du mâle se réduisent à 5 ou 6 ommatidies ; les antennes sont relativement grêles et dénuées de tubercule.

d) Enfin, dans les gorges de la Chiffa, l'Insecte est aptère ; ses yeux sont réduits à 4 ommatidies, le premier article des antennes porte un léger tubercule ; sa taille est plus petite, le pronotum et les élytres sensiblement rétrécis à la base.

De même, Apfelbeck constate des changements de formes chez un Charançon, *Otiorhynchus consentaneus,* suivant l'altitude (1). Au niveau de la mer, les 5e, 6e et 7e articles des antennes sont notablement plus longs que larges ; dans la région subalpine, ils sont plus arrondis et plus courts ; dans la région alpine, ces mêmes articles sont sphériques. En outre, les tarses des mâles, ainsi que le rostre des individus vivant aux grandes altitudes, se raccourcissent et s'élargissent.

Toutes ces dispositions dépendent exclusivement, sans discussion possible, des influences spéciales que subissent les animaux dans les diverses régions ; dans chacun d'elles, ils vivent et se reproduisent, ils sont adaptés ; et pourtant on ne saurait prétendre que le nombre des ommatidies, l'absence ou la présence des ailes, l'épaisseur ou la gracilité des

(1) V. Apfelbeck, Changements de forme chez les Coléoptères des régions alpines, *Bul. Soc. Zool. Fr.,* 1895.

antennes et des tarses, la longueur du rostre, ajoute ou supprime rien à leur possibilité de vivre.

On en peut dire autant d'une modification physiologique fréquente chez les organismes qui vivent en milieu constant. De même que l'uniformité du climat détermine souvent, chez les plantes, la persistance du feuillage, de même elle supprime, chez les animaux, l'alternance des périodes de ponte et de repos génital. Signalé comme probable chez les cavernicoles, le fait a été positivement constaté par Falcoz pour les animaux composant la faune pholéophile (1). De toute évidence, ce fonctionnement continu ne répond à aucune nécessité de la vie individuelle ou spécifique; il n'est pas, par lui-même, une adaptation, mais la simple conséquence de la vie dans des conditions de milieu déterminées.

L'étude des plantes amenées à vivre sur le littoral marin fournit des données et impose une conclusion entièrement analogues. Comparés aux individus de même espèce qui croissent à l'intérieur des terres, les individus du littoral présentent diverses modifications anatomiques et physiologiques. Ces modifications proviennent des influences spéciales qui s'exercent dans ces régions et tiennent à l'éclairement, aux variations de température, à l'humidité, au vent, à la présence de sel dans l'air et dans le sol. La température du littoral des zones tempérées est plus égale, moins froide au printemps, moins chaude en été, que celle de l'intérieur. Cette constance relative a pour effet d'activer la végétation; elle commence plutôt et dure moins longtemps, mode de fonctionnement sans grande importance car, s'il manifeste les oscillations de l'activité des échanges, il ne facilite ni ne gêne la vie des végétaux.

Les dispositions anatomiques qui caractérisent la plupart de ces plantes littorales ont-elles plus d'importance ? Généralement, on le sait, leurs feuilles s'épaississent et prennent, en quelque mesure, l'aspect des feuilles des plantes grasses. Suivant la presque unanimité des botanistes, cet épaississement aurait pour effet de diminuer l'excessive perte d'eau

(1) Falcoz, *op. cit.*

à laquelle sont soumises, très souvent, les plantes croissant au bord de la mer. Que la perte d'eau soit considérable, on n'en peut douter. Sous l'influence du vent, une plante littorale perd, par transpiration ou évaporation, et toutes choses égales, beaucoup plus de vapeur d'eau qu'une plante de même espèce croissant à l'intérieur des terres (1). Or, en dépit de cette perte, les plantes littorales ne succombent pas; bien au contraire, leurs feuilles deviennent charnues.

Ces deux faits s'opposent; leur opposition frappe, et l'on comprend fort bien que l'on soit tenté de mettre la résistance à la dessiccation sur le compte de l'épaississement: celui-ci prend alors l'apparence d'une adaptation.

Mais la conclusion résulte d'un examen très superficiel, toujours guidé par l'idée préconçue. Les deux faits réunis auraient une grande importance si l'épaississement des feuilles avait précisément pour effet de contre-balancer une transpiration et une évaporation suractives. En fait, la suractivité reste la même et l'état charnu des feuilles n'y change rien. Il faut alors envisager les processus d'un autre biais: si les plantes qui poussent sur le littoral perdent effectivement plus d'eau que les plantes de même espèce qui poussent à l'intérieur, n'en absorberaient-elles pas aussi, par contre, une quantité plus grande encore, n'en absorberaient-elles pas plus qu'elles n'en perdent ?

Et de fait, ces plantes remplissent les conditions les meilleures pour absorber beaucoup d'eau. D'une part, elles croissent dans un terrain particulièrement humide, — et constamment humide — dans une atmosphère très chargée d'humidité, tant en raison de l'évaporation de la mer que de la fréquence des pluies; d'autre part, elles absorbent par leurs racines une certaine quantité de sel marin; et de plus, soumises à un éclairement intense, elles fabriquent une quantité de sucres naturellement plus grande que les plantes des mêmes espèces vivant dans d'autres conditions.

Le mécanisme s'éclaire alors, du moins dans ses traits généraux. Tandis que la transpiration et l'évaporation sont suractives, les sels et les sucres augmentent dans les tissus végétaux, toutes conditions qui déterminent un appel d'eau,

(1) H. Dupuy, De l'influence du bord de la mer sur le cycle évolutif des plantes annuelles, *Th. Fac. Sc.*, Paris, 1908.

— appel suivi d'effet en raison de l'humidité du sol. La surproduction de sucres a pour conséquence immédiate la formation d'acides, car ceux-ci résultent d'une oxydation incomplète des sucres ; leur présence augmente la pression osmotique. Suivant les plantes et pour des conditions comparables, la formation en est plus ou moins importante ; pour une même plante, elle varie en fonction de la quantité de sucre accumulé dans les feuilles et de la constitution du milieu nutritif. Molliard a tout récemment montré que l'alcalinité du milieu ou sa pauvreté en phosphore entraîne la formation d'acide oxalique, que la pénurie d'azote, ainsi que l'avaient pensé Mazé et Perrin, entraîne la formation d'acide citrique. Le même organisme produit l'un ou l'autre acide ou les deux à la fois en fonction des conditions incidentes (1). Au bord de la mer, le chlorure de sodium en excès alcalinise le sol, tandis que l'éclairement diurne intense active la formation de sucres. Ceux-ci se transforment partiellement en acides au cours de l'obscurité nocturne. Toutes les conditions sont donc remplies pour provoquer une montée d'eau considérable : finalement, les plantes reçoivent plus d'eau qu'elles n'en perdent.

Il est donc inexact de dire que l'épaississement des feuilles provient d'un dessèchement et que cet épaississement s'oppose, en quelque mesure, à une évaporation et à une transpiration suractives. Tout se passe, pour ces plantes, comme pour celles qui se développent dans un air sec : la circulation d'eau devient plus grande et elles vivent tant que le sol fournit l'eau en quantité suffisante ; les pertes qu'elles éprouvent ne sont nullement limitées par l'épaisseur des téguments ni par aucune autre disposition morphologique. Bien au contraire, Eberhardt (2) montre que les plantes qui se développent en air sec ont un plus grand nombre de stomates, à surface égale, que celles qui se développent en air humide, ce qui les place dans des conditions défavorables pour résister à une période de sécheresse.

---

(1) M. Molliard, *a*) Sur les caractères présentés par le *Sterigmatocystis nigra* en présence d'une dose réduite de phosphore, *Soc. de biol.*, 1920.
b) Production d'acide citrique par le *Sterigmatocystis nigra*, *C. R. Acad. Sc.*, 1919.

(2) Ph. Eberhardt, Influence de l'air sec et de l'air humide sur la forme et sur la structure des végétaux, *Ann. Sc. nat. bot.*, 1903.

A quel moment, du reste, pourrait donc s'établir la concordance entre la structure et l'excès de perte d'eau ? Si la transpiration et l'évaporation sont suractives, l'eau circule en grande quantité et la plante se trouve dans des conditions contraires à celles d'un dessèchement; elle s'y trouve dès le début de la germination, dès que les premières feuilles apparaissent, et ces conditions n'impliquent nullement la possibilité, pour la jeune plante, de retenir une quantité d'eau quelconque: le sol constamment humide demeure constamment une source abondante permettant le renouvellement incessant de l'eau. Par quelles raisons pourrait-on assimiler une circulation d'eau particulièrement intense à une raréfaction d'eau ? Comment accorder l'augmentation de la perte quotidienne avec la constitution d'une réserve ? Dès lors, que signifient l'épaississement de la cuticule, la carnosité des feuilles, le développement des poils et la croissance moindre de la plante ? En interprétant toutes ces particularités comme des « adaptations » au dessèchement, nous nous laissons guider par un point de vue morphologique. Bornant notre examen aux apparences, nous imaginons des conditions extérieures irréelles et passons à côté des conditions véritables. Celles-ci déterminent chez la plante un métabolisme tout spécial: le sel pénètre et les sucres se forment en abondance, la constitution physico-chimique de la plante se modifie, ses échanges se transforment et demeurent compatibles avec l'existence : la plante vit. Qu'il en résulte, ultérieurement, rétention d'eau, croissance moindre, multiplication des poils, etc., l'ensemble des données que nous venons de relever montre que ces diverses modifications n'ont pour la plante aucune utilité véritable. N'est-il pas remarquable, d'ailleurs, que les Algues littorales sont de véritables plantes grasses ? Elles ne courent, pourtant, aucun risque de dessèchement; mais elles vivent dans des conditions d'éclairement, d'humidité et de salure du sol, particulièrement favorables à la formation des sucres et des acides.

Un détail, au surplus, rend tout à fait frappante l'inutilité de cette conformation spéciale: les plantes qui vivent en air sec ou au bord de la mer ont des « tissus de soutien » beaucoup plus développés et une taille beaucoup moindre que les plantes de même espèce vivant au bord des eaux

douces. Les botanistes signalent cette opposition, comme si elle répondait à une nécessité, comme si les premières subissaient des actions mécaniques plus violentes que les secondes. En réalité, dans bien des régions humides, le vent souffle avec autant de violence que dans les régions sèches ou marines, et la pauvreté des tissus de soutien constitue alors une véritable faiblesse ; plus la plante grandit, plus elle fléchit, mieux elle se brise. Inversement, dans toutes les régions sèches, le vent ne souffle pas fréquemment ni avec violence et les « tissus de soutien » ne jouent aucun rôle utile.

Remarquons, en outre, que, dans les régions littorales éloignées des abords immédiats de la mer, le vent souffle à la fois très souvent et très fort ; l'évaporation et la transpiration des plantes en sont forcément suractivées. On ne constate, cependant, chez elles aucune des modifications qui passent pour une « adaptation » à un milieu desséchant ; par contre, on constate des déformations évidentes, les unes, mécaniques, les autres trophiques. Si, en effet, chez ces plantes, la circulation d'eau est suractive, la quantité utilisée n'est pas, finalement, considérable, dès lors la croissance est limitée, les feuilles petites, la tige courbée par l'action mécanique et continue du vent, les rameaux sont tous déjetés dans le même sens ; mais il n'y a point d'épaississement des tissus ni de carnosité des feuilles, en dépit de toutes les influences desséchantes. Quant à la courbure qu'acquièrent ces plantes, divers auteurs pensent qu'elle a pour effet de donner moins de prise au vent. Or, il s'agit visiblement d'une simple déformation, d'un pli permanent consécutif à la poussée que le vent exerce sur le végétal.

En définitive, chez les diverses plantes soumises à l'influence du bord de la mer ou d'un vent violent et constant nous ne trouvons aucune disposition morphologique dont on puisse dire qu'elle est une « adaptation » contrebalançant les influences nocives qui résultent de l'habitat. Ces plantes possèdent, au début, leur structure normale et supportent dès ce moment un fonctionnement intensif. A coup sûr, il en résulte des modifications constitutionnelles et structurales, mais qui ne sont pas spécialement adéquates aux conditions incidentes. Une fois encore, ces modifications dérivent des

systèmes d'échanges qui s'établissent entre les organismes et le milieu, elles n'en sont pas la condition préalable.

Et cette conclusion, où mène directement l'étude des plantes ubiquistes qui croissent au bord de la mer, suggère aussitôt des doutes sérieux sur la signification véritable des dispositions caractéristiques de certaines plantes « adaptées » aux climats secs. Les stomates des feuilles de Laurier-rose, par exemple, ne s'ouvrent pas directement à la surface de l'épiderme, mais dans des cavités de cet épiderme formant cryptes ; l'atmosphère de ces cryptes, rapidement saturée de vapeur d'eau, ralentit l'évaporation par les stomates. De même, les stomates d'un certain nombre de Graminées « xérophiles » s'ouvrent dans un pli de la feuille (fig. 34). Enfin, les plantes grasses (Crassulacées, Mésembryenthémées)

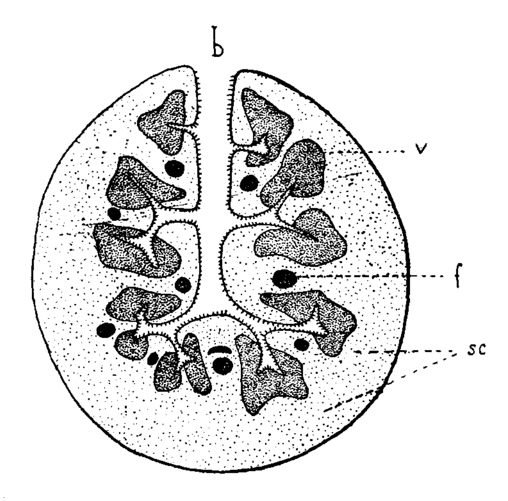


Fig. 34. — Feuille de Graminée (alpha) : sc. Sclérenchyme ; n. Parenchyme vert ; f. Faisceaux libéro-ligneux ; b. Ouverture du pli de la feuille.

retiennent une grande quantité d'eau, grâce aux acides organiques que leurs tissus renferment, et auxquels s'ajoutent parfois des gommes (Cactées).

Sur l'origine des cryptes ou analogues, caractéristiques du Laurier-rose et des Graminées, nous ne possédons aucun renseignement ; nous ne les considérons comme adaptatives

qu'en vertu d'un raisonnement morphologique dont nous apprécions maintenant toute la fragilité. Le rapport de ces structures à l'intensité de l'évaporation ne paraît plus évident par lui-même, dès que l'on essaye de se dégager du cercle vicieux dans lequel les naturalistes tournent habituellement. A tout prendre même, ces structures sont notoirement insuffisantes en période sèche prolongée ; dans la mesure où elles ralentissent la perte d'eau, elles ne la suppriment pas et ne retardent les effets de la sécheresse que d'un temps très court.

Le rapport ne paraît pas plus évident, malgré l'apparence, quand il s'agit de plantes grasses. A coup sûr, ces plantes possèdent une « réserve » d'eau considérable faite au cours des périodes humides. Mais au cours de ces périodes, la plante est soumise aux conditions les plus habituelles, sa nutrition s'effectue normalement et rien, dans la manière de vivre que lui impose à ce moment l'état hygrométrique du sol ou de l'atmosphère, ne l'incite à retenir de l'eau. Au moment où l'humidité commence à diminuer, la nutrition ne cesse pas de s'effectuer normalement, tout au moins tant que l'eau reste en quantité suffisante ; et quand la quantité devient insuffisante pour les besoins immédiats des échanges, il ne saurait être question d'en emmagasiner la moindre goutte. Du reste, l'influence de la sécheresse intervient si peu dans la constitution de cette réserve d'eau, qu'un certain nombre de plantes grasses vivent constamment dans les lieux humides et n'en ont pas moins des feuilles épaisses et charnues. Telles sont *Sedum villosum* des marécages et des terrains bourbeux ; *S. alsinifolium*, des rochers et des grottes humides, *S. cepœa*, des haies, des bois, de tous les lieux ombragés, *S. reflexum*, des rochers, des prairies et des bois, *Tillœa vaillanti*, des lieux sablonneux et humides, *Umbilicus pendulinus*, des vieux murs et des rochers ombragés, et d'autres encore sans doute.

En fait, le mécanisme est tout autre ; il dépend des influences actuelles et tient directement, non pas à la quantité d'eau qui entre dans les plantes ou qui en sort, non pas à l'humidité ou à la sécheresse, non pas à des variations superficielles des échanges, mais à la nature même du métabolisme qui caractérise ces plantes, c'est-à-dire à l'existence dans leurs tissus foliaires d'une quantité relativement considérable

d'acides organiques. Augmentant la pression osmotique, ces acides entraînent la rétention d'eau, quel que soit l'état d'humidité du sol ou de l'atmosphère. Le mécanisme général est, en somme, celui qui fonctionne pour les plantes du littoral, les conditions extérieures étant équivalentes, parfois même très analogues. Certaines Ficoïdées, telles que *Mesembryanthemum nodiflorum* et *M. crystallinum* croissent sur les rochers et les sables du bord de la mer, aussi bien dans l'Europe méditerranéenne que dans l'Afrique septentrionale et l'Asie occidentale. D'autres vivent dans des lieux très éclairés et dans des sols variés ; mais la nature du sol en fonction de l'organisme suffit, puisque diverses Crassulacées vivent à l'ombre, dans des sols humides.

On ne peut donc pas dire que la formation d'acides organiques, l'augmentation consécutive de la pression osmotique et l'accumulation d'eau aient une relation nécessaire avec un état hygrométrique déterminé du sol ou de l'air. Assurément, les plantes dont les tissus s'épaississent et deviennent charnues résistent parfois mieux que d'autres à la sécheresse, mais leur carnosité n'est pas une condition suffisante ni nécessaire; elle n'est pas une adaptation. — La condition n'est pas suffisante, car une température élevée ou un éclairement prolongé détruisent les acides organiques. J'ai pu constater, à cet égard, que la Joubarbe (*Sempervivum tectorum*), en dépit de ses feuilles charnues, vit mal sur un mur très sec exposé au midi, longuement insolé et fortement chauffé. — La condition n'est pas nécessaire, car bien d'autres plantes que les plantes grasses résistent à la sécheresse, sans posséder la moindre réserve d'eau. Les racines des unes s'allongent en profondeur et atteignent les régions du sous-sol où l'humidité persiste plus longtemps; elles supportent, sans flétrir, de longues périodes sans pluie; telle est, notamment, la Luzerne, dont la croissance ne cesse même pas entièrement dans un sol desséché sur une assez grande épaisseur. D'autres, comme l'herbe des prairies, sont des organismes reviviscents; ils se dessèchent entièrement quand l'eau manque et reprennent aux premières pluies. On sait, d'ailleurs, que de nombreux animaux supportent aussi un dessèchement intense et prolongé; il n'y a cependant, pour eux, aucune nécessité d'éviter les périodes sans pluies,

car il leur est possible, le plus souvent, d'émigrer vers les régions humides.

Ainsi, l'analyse rigoureuse montre une fois de plus que des dispositions anatomiques, indiscutablement dues à l'influence du milieu dans lequel a été conduit l'organisme, ne correspondent nullement à la nécessité de vivre dans ce milieu. La continuité des échanges entre cet organisme et ce milieu ne dépend pas d'une disposition plutôt que d'une autre, et les transformations qui s'accomplissent n'ont pas forcément pour effet de rendre cette continuité possible. En procédant avec la même rigueur, nous aboutirons à des constatations tout à fait comparables, pour des dispositions qui paraissent liées aux nécessités immédiates du milieu plus encore peut-être que ne le paraissent les feuilles charnues des plantes littorales.

Tel est spécialement le cas des organes respiratoires des Insectes aquatiques. A l'origine, ces Insectes proviennent, nous l'avons vu, d'Insectes terrestres hygrophiles et se relient, par toute une série d'intermédiaires, à d'autres Insectes, également hygrophiles, qui habitent sous les pierres ou dans la mousse au bord des eaux. Parmi ceux qui vivent dans l'eau, les uns y passent la vie entière et leurs générations se succèdent sans aucune phase de vie à l'air libre ; les autres n'y passent, au contraire, qu'une partie de leur existence, celle qui correspond au développement embryonnaire et post-embryonnaire.

A la première catégorie appartiennent les Hémiptères et les Coléoptères, à la seconde les Diptères, les Nevroptères (Plécoptères et Planipennes), les Odonates. La pénétration dans l'eau ne s'est évidemment pas effectuée de la même manière dans les deux cas. Les Insectes complètement aquatiques ont pu être attirés par l'eau aussi bien à l'état de larve qu'à l'état adulte. On ne peut guère admettre le même processus pour les Insectes dont les larves seules vivent dans l'eau. En effet, les adultes de ces espèces sont hygrophiles à un degré beaucoup moindre que les adultes des espèces précédentes ; ils sont bien attirés vers les rivières et les étangs, mais ils restent dans leur voisinage immédiat et ne pénètrent pas dans l'eau. En conséquence, ils déposent leurs œufs sur les plantes aquatiques ou les laissent tomber

directement dans l'eau, imposant par là même aux embryons et aux larves un habitat différent du leur.

Dans les deux cas, au surplus, le résultat est exactement le même. Attirés ou projetés, les organismes se trouvent dans des conditions entièrement nouvelles ; leurs échanges, les échanges respiratoires notamment, ne peuvent plus toujours s'effectuer de la même manière: souvent ce n'est plus l'air en nature qu'ils respireront, c'est l'air dissous ; dès lors pourront-ils respirer, continueront-ils de vivre ? Tous, assurément, n'ont pas survécu, mais un grand nombre: n'en éprouvons aucune surprise. Les Insectes, en effet, résistent à l'asphyxie d'une façon vraiment extraordinaire et supportent, sans dommage apparent, une immersion prolongée. Suivant les constatations de Plateau, des Insectes à vie normalement aérienne résistent pendant près de trois jours et plus encore à l'asphyxie (*Melolontha vulgaris* 63 heures, *Carabus auratus* 71 h. 36, *Oryctes nasicornis* 96 heures). La résistance des aquatiques paraît moindre au premier abord. *Dytiscus marginalis*, pourtant, peut rester sous l'eau pendant 65 h. 30 sans remonter à la surface. D'autres, comme les Gyrins, n'y peuvent demeurer que 3 heures, mais il convient de remarquer que ces Insectes se déplacent sans cesse et consomment beaucoup d'oxygène.

Certains autres, mis dans l'impossibilité soit de gagner la surface, soit d'emprunter l'air dissous, vivent submergés pendant plusieurs jours. Ce sont des Insectes marins, appartenant à des groupes variés, qui habitent la zone de balancement des marées. Certains d'entre eux sont peut-être bloqués pendant 15 jours consécutifs, tels *Æpophilus bonnairei*. Alf. Giard pense que la mer montante emprisonne cet Hémiptère dans les anfractuosités des rochers faisant cloche (1). V. Willem se range à la même opinion pour un Collembole, *Actaletes* (2). Pareille hypothèse n'est même pas nécessaire quand il s'agit d'immersion relativement courte ; les Insectes peuvent fort bien être directement recouverts par l'eau. Le fait ne semble pas douteux pour les *Æpus* (*Æ.*

(1) Alfred Giard, L'*Æpophilus bonnairei* dans le Pas-de-Calais. *Œuvres diverses*, t. II, 1913, p. 217.
(2) V. Willem, L'habitat et les allures du Collembole marin *Actaletes*, *Bull. Acad. Roy. belge*, 1920.

marinum, Æ. robini), Coléoptères carabiques que la mer montante chasse sous les pierres et recouvre.

Au dire des auteurs, ces animaux survivraient parce qu'ils emmagasinent de l'air sous leurs élytres, dans les poils qui revêtent le corps ou dans des réservoirs spéciaux. La preuve de cette assertion reste à faire. Tout ce que nous savons tend bien plutôt à montrer que la résistance habituelle des Insectes à l'asphyxie suffit amplement dans nombre de cas, et tout spécialement dans celui des Æpus. Ceux-ci supportent l'immersion pendant 18 heures au moins; ils ont bien une « réserve » d'air, mais elle s'épuise assez rapidement; les Insectes alors perdent tout mouvement. Mais s'ils reviennent à l'air, ils reprennent rapidement toute leur activité (1).

Laboulbène a également constaté qu'un Staphylinide (*Microlymna brevipenne*) résiste à une immersion prolongée pendant plusieurs jours, même après suppression, par brossage, de la couche d'air qui le revêt.

En réalité, l'appareil trachéen des Insectes renferme une quantité d'air très suffisante pour subvenir, pendant assez longtemps, aux échanges des tissus. Or, quel que soit l'Insecte immergé, même le plus strictement terrestre, ses trachées demeurent libres, car l'eau s'arrête à l'orifice des stigmates. Outre que ceux-ci se ferment sous l'action d'un corps étranger, l'eau ne mouille pas la chitine et n'entrerait pas dans les trachées, même si l'orifice demeurait béant.

Ces indications diverses prouvent que, au point de vue respiratoire, le premier Insecte terrestre venu peut vivre dans l'eau; il lui suffit de remonter périodiquement à la surface et de renouveler l'air contenu dans ses trachées. Beaucoup d'Insectes aquatiques ne procèdent pas autrement (Notonectes, Naucoris, Corixides, Sphærodème, Nèpes, Dytiques, Hydrophiles, etc.), quoique de façons diverses: les Corixes abordent la surface de l'eau par la région dorsale antérieure, les Naucoris par la région dorsale postérieure; les Sphérodèmes,

(1) Ch. Coquerel, Note pour servir à l'histoire de l'*Æpus robini* et description de sa larve. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 1890. L'auteur s'émerveille de la régularité avec laquelle l'Océan découvre les cotes. Sans cette « harmonie admirable », *Æpus robini* périrait sans doute, car il resterait trop longtemps immergé. Evidemment.....; la question est de savoir si les individus qui s'aventurent dans la zone des grandes marées disparaissent ou résistent.

les Dytiscides par l'extrémité postérieure dorsale de l'abdomen. Les Notonectes, qui nagent sur le dos, abordent la surface par l'extrémité ventrale de l'abdomen ; les Hydrophiles l'abordent par l'extrémité céphalique. Tous ces animaux nagent d'une manière plus ou moins active et quand ils mettent une partie quelconque du corps au contact de l'air, celui-ci s'infiltre dans les poils implantés sur les téguments ; ils n'ont aucune disposition spéciale.

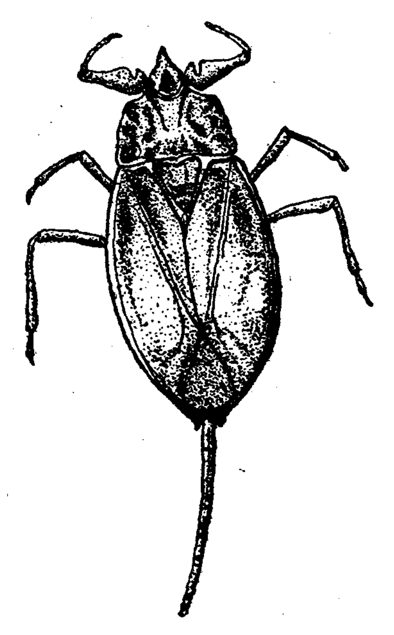


Fig. 35. — Nèpe.

Quelques-uns nagent mal ou nagent peu. Un Charançon, *Stenopelmus rufinasus*, se tient sous l'eau, à la face inférieure des *Azolla* qui flottent à la surface ; rien dans son aspect ne révèle son habitat (1). Quant aux Nèpes et aux Ranâtres, qui reposent souvent sur le fond, elles remontent vers la surface en grimpant tout le long des plantes aquatiques ;

(1) L. Bedel, Origine, mœurs et synonymie d'un Curculionide aquatique. *Stenopelmus rufinasus*. *Bul. Soc. ent. Fr.*, 1904.

elles grimpent à reculons et font saillir hors de l'eau l'extrémité de leur abdomen. Celui-ci se prolonge en une gouttière, à bords garnis de poils, qui se bifurque au niveau de l'abdomen en deux gouttières latérales, longeant respectivement les côtés du corps, au fond desquelles s'ouvrent les stigmates (fig. 35). Mais il est évident que le besoin d'une pareille disposition ne se faisait pas plus sentir pour les Nèpes ou les Ranâtres que pour les autres Insectes aquatiques. Le fait de nager mal ne saurait être invoqué; d'une part, le « siphon respiratoire » est trop court pour éviter à l'Insecte le moindre déplacement, d'autre part les larves d'Osmylies (*Planipennes*), qui ne nagent pas mieux, ne possèdent aucune disposition analogue capable de « faciliter » la respiration; les stigmates de ces larves sont ouverts et elles restent indifféremment dans l'eau ou dans la mousse humide. En conséquence, dans la mesure où le siphon « respiratoire » des Nèpes et Ranâtres résulte de la vie dans l'eau, il ne facilite nullement l'existence et ne la gêne pas non plus; conséquence d'un changement de milieu, il n'est pas une adaptation morphologique à ce milieu; les Insectes ne respirent ni mieux ni plus mal que tous ceux dont l'appareil respiratoire demeure, sans modification aucune, un appareil de respiration aérienne.

Divers Insectes, toutefois, subissent des modifications d'un genre assez différent et dont il faut examiner la valeur « adaptative ». La plus simple consiste dans la fermeture ou la non-ouverture des stigmates: la respiration s'effectue alors directement par la surface cutanée. Visiblement, ce défaut d'ouverture des stigmates ne répond pas aux exigences de la vie dans l'eau. Que les stigmates soient ouverts ou fermés, la respiration cutanée ne s'en effectuerait pas moins. Parfois, du reste, les stigmates s'ouvrent quelques jours après l'éclosion et les larves qui respiraient l'air dissous respirent à l'air libre. C'est le cas des Corixides, c'est aussi celui des *Plea*, parmi les Notonectides: ces larves passent les quatre ou six premiers jours qui suivent l'éclosion au fond de l'eau, sans remonter à la surface, et à ce moment leurs stigmates sont clos; puis ces stigmates s'ouvrent, bien que la peau reste perméable pour quelque temps encore. Nombre de larves, d'ailleurs, respirent par voie cutanée pendant toute leur existence, sans que leurs téguments soient particulièrement

minces. Les Chironomes paraissent caractéristiques à cet égard ; mais beaucoup d'autres larves procèdent de la même manière (les Simulies, divers Plécoptères et Trichoptères), sans que les téguments subissent la moindre modification.

Souvent, au contraire, le tégument s'accroît et se prolonge

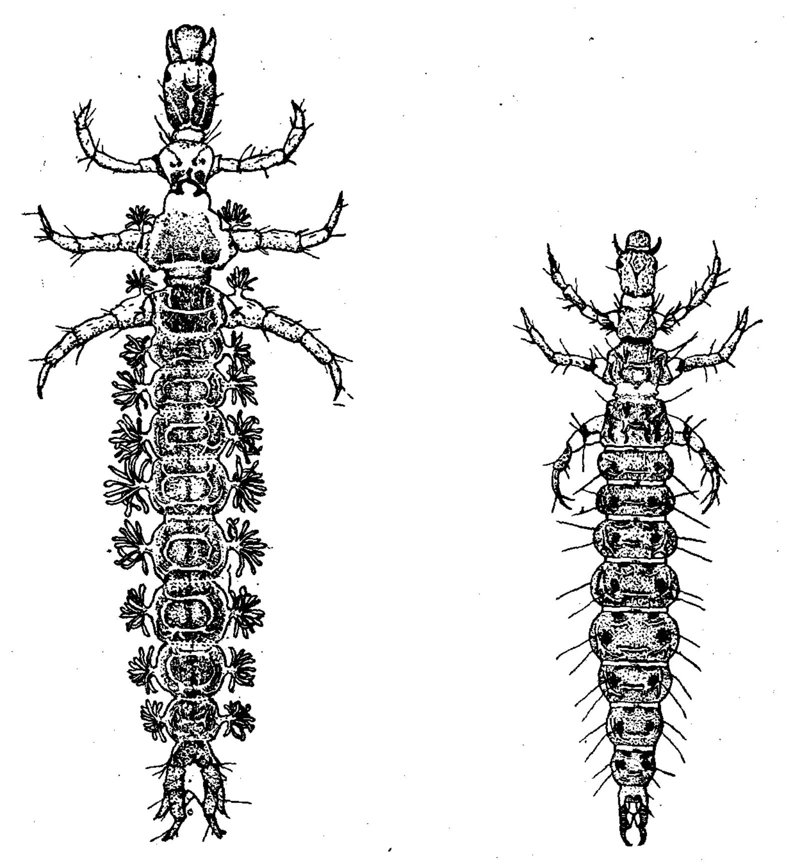


Fig. 36. — Larves de *Ryacophila*

en expansions de formes diverses, de nombre, de dimensions, de situations variables, renfermant des trachées ; ces expansions portent le nom de trachéo-branchies ; elles augmentent indubitablement la surface par laquelle les échanges gazeux peuvent se faire à travers la peau. Ces trachéo-branchies

existent plus spécialement chez les Odonates, les Diptères et les Névroptères, ce terme étant pris dans son sens le plus large. Tantôt ce sont des touffes de tubes minces partant d'un même point du thorax, ou de l'abdomen ; tantôt ce sont des filaments creux ou des lames plus ou moins larges, pleurales, coxales, prosternales, dorsales, ventrales (fig. 36-38) ; tantôt

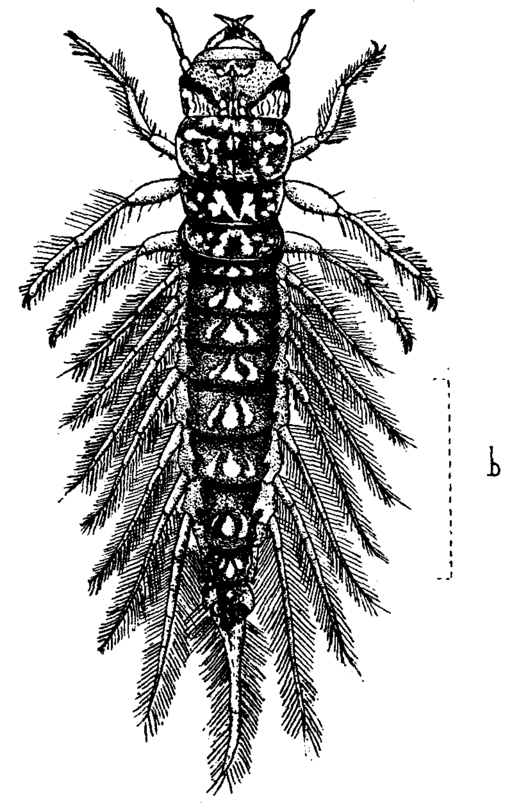


Fig. 37. — Larve de *Sialis*, *b*) branchies.

elles sont très abondamment développées ou presque réduites, au contraire, à une simple indication, tel est notamment le cas des *Oligoneura* parmi les Ephémères, celui des Chironomides parmi les Diptères. Ces dernières larves, en particulier, portent à l'extrémité postérieure du corps trois à quatre

filaments creux, à tégument plus mince peut-être que le reste du corps, mais qui ne permettent pas, à coup sûr, des échanges gazeux suffisants (fig. 39).

Cette diversité fournit déjà une précieuse indication. Elle montre que, suivant les organismes, des dispositions anatomiques analogues ont une origine très différente. Mais elle pourrait indiquer aussi que ces dispositions correspondent à

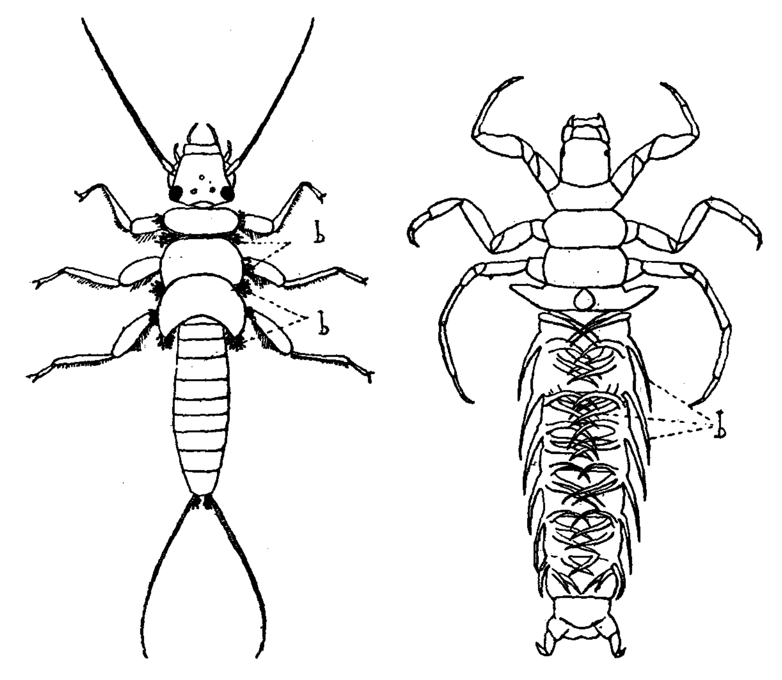


Fig. 38. — Larves de *Perla*, b) branchies.

une nécessité immédiate et sont, par suite, une « adaptation » morphologique aux conditions spéciales de la vie aquatique. Il pourrait se faire que, l'épaisseur des téguments limitant la respiration cutanée, les expansions trachéo-branchiales rétablissent une surface respiratoire devenue insuffisante. Certes, à la vue de l'une de ces larves munies de trachéo-branchies abondantes, tout observateur subit une vive impression et ne manque pas de voir une relation étroite entre la conformation

et la vie aquatique. Mais si, se dégageant de cette suggestion

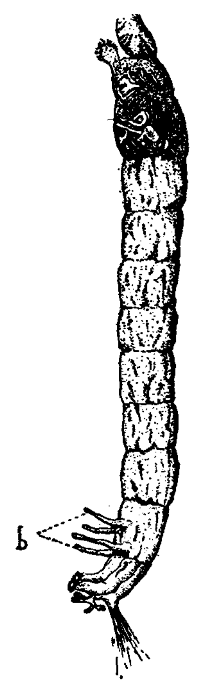


Fig. 39. — Larve de Chironome, *b*) expansions branchiales.

et ne se bornant pas à l'étude d'une seule forme larvaire, il pénètre dans le détail, des faits nouveaux s'imposent à lui qui le conduisent à une appréciation bien différente des phénomènes.

Tout d'abord, la comparaison des larves appartenant à un même groupe, c'est-à-dire très semblables par leur aspect extérieur et par leur habitat, donne des indications très précieuses. Au point de vue respiratoire, par exemple, les larves de Plécoptères se divisent en deux groupes: les Pneustiques (Perlides et Tœnioptérygodides) et les Apneustiques (Perlodides, Chloroperlides et Capnéides), les larves des premiers ont des appendices trachéo-branchiaux, les larves des seconds n'en ont pas, sans que l'on constate entre eux de différence très marquée quant à la constitution générale du

tégument. Bien mieux, la seule famille des Némurides renferme des espèces à larves pneustiques et des espèces à larves apneustiques. Or, les espèces étant réunies dans une même famille quand elles ont entre elles une ressemblance très marquée, on serait donc tenté d'admettre que ce qui suffit aux unes suffit également aux autres, et que toutes peuvent également respirer sans le secours d'expansions cutanées. La comparaison des larves de Trichoptères conduit à la même conclusion.

Et l'étude des larves d'Ephémères (fig. 40) donne à cette conclusion un très solide appui. Au sortir de l'œuf, ces larves ne possèdent aucun appendice cutané et n'ont aucun stigmate ouvert qui leur permette de puiser directement l'air hors de

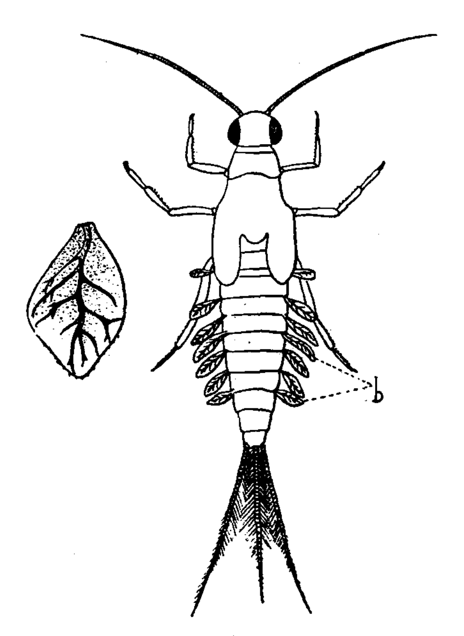


Fig. 40. — Larve d'Ephémère (à gauche une expansion branchiale grossie).

l'eau ; elles respirent donc, incontestablement, par la surface entière du tégument. Huit ou dix jours après l'éclosion, on voit apparaître, tantôt sur le côté, tantôt sur le dos, suivant les espèces, des expansions cutanées dont le nombre s'accroît à

chaque mue, pendant deux mois environ. Tout se passe, en somme, comme si, à chaque mue, la surface du tégument augmentait pour compenser l'épaississement qui fait obstacle aux échanges. Et quiconque se borne à ces constatations doit forcément admettre une « remarquable adaptation » de la larve à la vie aquatique. Mais une expérience très simple, et que l'observateur fait parfois sans le vouloir, montre, une fois encore, la vanité des apparences: ces expansions n'expriment aucune relation nécessaire avec le mécanisme des échanges en milieu aquatique, elles ne compensent nullement la difficulté, vraie ou supposée, de la respiration cutanée. Ces trachéo-branchies, en effet, sont extrêmement fragiles, elles tombent facilement et leur chute n'incommode nullement les larves, qui continuent de vivre après comme avant.

L'expérience en dit long sur la nature des dispositions anatomiques « respiratoires » qui caractérisent les larves aquatiques; elle complète de la meilleure façon tout l'exposé précédent. Sans doute, on ne saurait affirmer que les trachéo-branchies soient toujours inutiles, mais on ne saurait affirmer davantage qu'elles sont indispensables. De même, toutes les modifications constatées chez les larves aquatiques, prolongement postérieur des larves de Dytiques et d'Hydrophiles, branchies rectales des Odonates, nous apparaissent comme autant de dispositions qui pourraient aussi bien manquer sans que l'organisme en éprouvât un dommage: en toute occurrence, les dispositions communes, stigmates latéraux ou respiration cutanée auraient permis à tous ces animaux de mener une vie aquatique. N'est-il pas d'ailleurs remarquable que Dytiques et Hydrophiles perdent, en devenant adultes, la conformation respiratoire spéciale qui caractérise leurs larves ?

Envisageons, au surplus, la question dans son ensemble. Du moment où tous ces organismes devenaient aquatiques, il leur fallait respirer dans l'eau ou mourir; ils ont vécu. Or, à l'instant même où ils arrivaient dans leur nouveau milieu, possédaient-ils l'une ou l'autre de ces prétendues « adaptations » ?

Lorsque l'ancêtre d'Odonate, attiré vers les étangs, a laissé choir ses œufs dans l'eau, les larves qui allaient naître étaient-elles munies d'appendices « respiratoires » ? La

question de la préadaptation se pose ici avec toute son acuité. Mais les faits répondent d'eux-mêmes et sans difficulté: en dehors des larves aquatiques, aucune larve aérienne, même vivant dans la mousse humide, ne possède d'expansions trachéo-branchiales. Même, dans les cas où nous pouvons comparer des animaux très voisins, les uns terrestres, les autres aquatiques, nous constatons, sans ambiguïté, que si les seconds possèdent quelquefois des trachéo-branchies, les premiers n'en possèdent aucune trace. Témoins, les larves du genre *Enoicyla:* sous ce nom, les naturalistes groupent des larves vivant dans une série de conditions que l'on peut dire transitionnelles: les unes sont terrestres et muscicoles, les autres aquatiques et habitent soit l'eau ruisselant sur les rochers, soit l'eau en nappe mince, soit l'eau profonde. Or, *Enoicyla pusilla,* muscicole, a tous ses stigmates ouverts; les autres espèces ont leurs stigmates fermés et certaines d'entre elles possèdent des trachéo-branchies. On objectera peut-être que ces diverses larves ne descendent pas les unes des autres. Je conviens volontiers que la graduation des habitats n'exprime pas une descendance. On peut même prétendre, avec Lameere (1), qu'*Enoicyla pusilla,* loin d'avoir donné naissance aux espèces aquatiques, en provient bien au contraire. Il n'en reste pas moins que tous ces organismes ont une origine commune attestée par une ressemblance morphologique et physiologique très grande: dès lors le point essentiel reste entier, le seul terrestre d'entre eux ne possède aucune trachéo-branchie. Une fois encore la question de la préadaptation se trouve nettement tranchée.

Il faut donc, de toute nécessité, comprendre les processus d'une manière très différente. Que l'œuf ait été pondu dans l'eau ou la larve hygrophile entraînée, l'influence du nouveau milieu s'est fait aussitôt sentir. L'extrême humidité, la température constante, la pression, les substances dissoutes ou en suspension, tout un ensemble de conditions, exercent immédiatement leur action sur les échanges de ces organismes. Leur développement en subit le contre-coup nécessaire. Aussi bien pendant la formation de l'embryon que

---

(1) Aug. Lameere, Vie terrestre secondaire chez les Insectes, *Ann. de la Soc. roy. Zool. et malac. de Belgique,* 1914.

pendant l'évolution larvaire, des dispositions diverses s'établissent, qui affectent une ou plusieurs des parties de l'individu. Que toutes ces dispositions n'aient pas été constamment compatibles avec l'existence, nous avons toutes raisons de le supposer; mais que plusieurs aient permis la survie, nous le constatons actuellement. Ce que nous constatons aussi, c'est qu'elles ont apparu en fonction des échanges généraux, qu'elles traduisent ces échanges et qu'elles n'ont aucun rapport spécial avec l'un quelconque des fonctionnements particuliers. Parce que, parmi ces dispositions, quelques-unes donnent aux téguments et aux trachées une surface plus grande, nous ne saurions en déduire, sans autre examen, que ces dispositions proviennent de la nécessité de respirer; bien au contraire, les comparaisons, les observations directes montrent que la respiration s'effectue aussi bien sans elles. Nous voici donc, une fois encore, en présence de modifications qui sont la conséquence immédiate de la pénétration dans un milieu nouveau, qui semblent appartenir à la catégorie des variations morphologiques adaptatives et qui, cependant, ne dérivent nullement d'une nécessité fonctionnelle spéciale. Qu'une fois constituées ces dispositions prennent part au jeu des échanges, il n'en peut être autrement; mais leur existence n'ajoute à la vie aucune facilité.

De cette indépendance remarquable entre les dispositions anatomiques et le genre de vie des organismes, les Cassides donnent un exemple particulièrement frappant. Sans doute, nous ne savons rien sur les influences qui ont entraîné ces Chrysomélides à mener l'existence qu'elles mènent ; stationnant à l'air libre sur les plantes dont elles se nourrissent, nous constatons simplement qu'elles vivent toutes rigoureusement dans les mêmes conditions, qu'elles se multiplient et prospèrent, qu'elles sont *adaptées*, bien que présentant entre elles des différences morphologiques radicales. Ce qui caractérise les larves de plusieurs d'entre elles, et attire l'attention des naturalistes, c'est le fait de porter un paquet d'excréments sur un appendice fourchu, expansion de l'un des derniers anneaux de l'abdomen (fig. 41). Ce paquet commence à se former dès que la larve commence à manger; il grandit progressivement et ses dimensions demeurent

constamment proportionnelles à celles de la larve ; tout se passe comme si, en grossissant, ce paquet progressait d'arrière en avant. De plus, d'une manière presque constante, la larve conserve l'abdomen relevé, et grâce à cette attitude le paquet stercoral recouvre toute la région dorsale. Les naturalistes n'ont pas mis en doute que cette conformation spéciale de la larve de Casside n'ait un effet vraiment utile ; suivant eux, les substances accumulées protégeraient la larve soit contre la chaleur, soit contre les parasites ou prédateurs ; elles seraient donc une condition importante de la persistance de ces espèces.

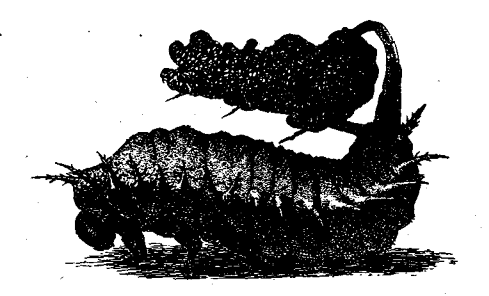


Fig. 41. — Larve de *Cassida rubiginosa*.

En entrant dans le détail, on constate que le paquet repose non seulement sur la fourche terminale, mais sur les exuvies successives de la larve. Quand elle mue, en effet, l'exuvie ne se détache pas complètement, mais demeure fixée à l'extrémité de la fourche ; par suite, à chaque mue, l'exuvie précédente est refoulée par la nouvelle et le paquet se trouve ainsi reporté en avant. Tout le mécanisme semble donc correspondre exactement à une « adaptation » morphologique.

Or, si l'on examine l'ensemble des Cassides, on constate qu'une bonne partie d'entre elles ne porte pas de paquet stercoral. Pourtant, elles possèdent également une fourche, les exuvies demeurent attachées les unes à la suite des autres, et la larve maintient son abdomen relevé (fig. 42). La ressemblance entre ces Cassides et les précédentes est donc très étroite ; bien mieux, toutes se comportent rigoureusement de la même manière, exposées aux mêmes intempéries, aux

mêmes parasites ou prédateurs, vivant *sur la même plante*, à côté les unes des autres. A quoi tient la différence relative au paquet stercoral ? Elle tient à une particularité d'apparence insignifiante du tube digestif : chez les Cassides dont les excréments s'accumulent sur la fourche, un prolapsus rectal très marqué se produit au moment de la défécation et les excréments sont projetés en avant ; chez les autres Cassides, il ne se produit pas de prolapsus. (Cf. fig. 41 et 42.)

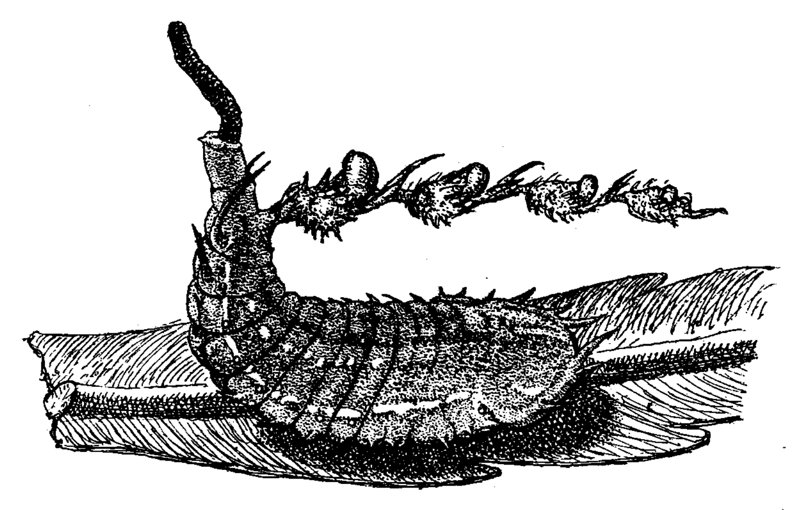


Fig. 42. — Larve de *Cassida stigmatica*.

L'opposition de ces deux groupes de Cassides souligne d'une façon particulièrement nette la contradiction majeure où mène le point de vue de l'adaptation morphologique. De ce point de vue, nous constatons nettement ici deux adaptations, et nous les constatons pour des organismes tout à fait voisins, vivant de la même manière, subissant les mêmes influences, courant les mêmes risques. Il semblerait, pourtant, qu'à de tels organismes convienne une seule et même « adaptation ». Dira-t-on que l'une des dispositions réalise un perfectionnement de l'autre ? Où serait le perfectionnement, le prolapsus ou son absence ? Mais alors comment en décider ? Toutes les Cassides vivent également bien et rien n'indique où se trouve l'heureux effet d'un perfectionnement; l'examen des faits

fournit des arguments aussi bien dans un sens que dans un autre (1).

En réalité, du point de vue morphologique, ni l'un ni l'autre des groupes de Cassides n'est une « adaptation » à un genre de vie déterminé. Les dispositions où les fonctionnements qui les caractérisent sont absolument quelconques relativement à ce genre de vie ; celui-ci ne comporte aucune circonstance spéciale à laquelle on puisse rattacher la fourche, le mode de mue, le prolapsus rectal. Ici encore l'adaptation n'existe que du point de vue physiologique.

Ainsi, dans tous les cas où nous constatons une relation entre la production de dispositions morphologiques et l'influence d'un milieu déterminé, nous constatons en même temps que ces dispositions ne réalisent nullement une « adaptation » au sens néo-lamarckien du mot, ni une préadaptation, ni un avantage ayant donné prise à un travail sélectif. De ce point de vue utilitaire, ces dispositions apparaissent comme particulièrement quelconques. Conséquences des échanges généraux, elles interviennent évidemment dans la vie des organismes, mais non pour la faciliter ou l'améliorer; résultats de l'adaptation comprise au sens physiologique, elles ne sont pas cette adaptation.

Ce qui est frappant, et qu'il importe de souligner, c'est que, suivant les organismes, les mêmes influences déterminent des effets différents ou semblables. De cette dernière éventualité, les naturalistes néo-lamarckiens tirent parfois argument en faveur de l'adaptation morphologique; ils s'opiniâtrent à montrer que certains milieux entraînent les êtres à acquérir des formes analogues: cette convergence devient pour eux la preuve de l'action modelante du milieu. A première vue, les faits sont parfois saisissants; la transparence des animaux pélagiques, pour prendre un exemple précis, paraît s'accorder à merveille avec la vie pélagique et la nécessité d'êtres invisibles. Mais, ici comme ailleurs, l'analyse rigoureuse montre l'inanité de cette conception. A coup sûr, des convergences morphologiques et fonctionnelles existent; mais chacune d'elles reconnaît des causes particulières et qu'il

(1) Etienne Rabaud, L'adaptation et l'instinct des Cassides, *Bull. biol. France et Belgique*, 1921.

faudrait étudier en détail, une à une. A la transparence des animaux pélagiques, il faudrait opposer la carnosité des tissus des plantes littorales ou l'élongation des appendices chez les cavernicoles. Dans ces deux derniers cas, il s'agit bien évidemment de convergence, puisque des plantes très différentes se conduisent de manière comparable, puisque des animaux très différents subissent des transformations analogues. Néanmoins, dans les deux cas, nous l'avons vu, le métabolisme général entre seul en ligne de compte, et s'il est comparable pour un grand nombre d'espèces, il ne l'est pas pour toutes. De même, le métabolisme entre seul en cause pour les autres cas de convergence. Tous les animaux pélagiques ne sont pas transparents, et tous ceux qui le sont le doivent au fait que leurs tissus renferment une grande quantité d'eau. Pour eux, peut-être, les conditions de leur existence actuelle, loin d'avoir provoqué la convergence morphologique, résultent, au contraire, de métabolismes convergents. La vie pélagique ne saurait augmenter la teneur des tissus en eau; mais cette constitution, acquise sous d'autres influences, diminue la densité des corps et entraîne les animaux considérés à mener une vie pélagique.

Il importe d'ajouter que la convergence des formes ne coïncide pas forcément avec une similitude des conditions extérieures. Elle se produit, en divers cas, pour cette simple raison qu'en dépit de la multiplicité des formes possibles, leur nombre n'est pourtant pas illimité ; elles se répètent, au moins d'une manière approchée. Ainsi, les Myriapodes et les Annélides polychètes, qui ont des habitats si différents, ont un aspect extérieur comparable; même, on retrouve des deux côtés des modalités analogues; les Myriapodes polydesmes, par exemple, s'opposent aux Polychètes polynoïdiens. A coup sûr, les ressemblances ne se poursuivent pas dans le détail; un certain parallélisme morphologique existe néanmoins entre les deux séries et qui ne correspond à aucune « adaptation » spéciale.

Au demeurant, les faits réunis sous le nom de convergence ne correspondent pas mieux que les autres au concept de l'adaptation morphologique. Pour ces faits, comme pour les autres, il importe, avant de conclure, de procéder à un

examen comparatif au lieu de les étudier isolément, après avoir établi un rapport arbitraire entre eux et certaines conditions d'existence.

Assurément, les dispositions morphologiques donnent parfois l'illusion que ce rapport existe, et il nous semble alors qu'elles sont, pour l'organisme, les meilleures possibles. Nous voici maintenant persuadés de notre erreur et que nous avons tort de supposer l'organisme modelé sur notre interprétation personnelle des effets de l'interaction du complexe organisme × milieu. Nous concevons d'une certaine manière l'effet d'un certain milieu ; nous concevons, par exemple, qu'un climat sans saisons doit provoquer la persistance des feuilles, oubliant que l'interaction des parties d'un végétal ou d'un animal suffit à déterminer un cycle, à provoquer des remaniements internes plus ou moins profonds, en dépit de la constance du milieu extérieur (1).

Rien, en somme, ne nous autorise à conclure qu'une conformation ou qu'un fonctionnement sont ceux-là seuls qui conviennent dans des circonstances données; tout, au contraire, nous oblige à penser que fonctionnement et conformation sont essentiellement quelconques en regard de la manière de vivre que les influences extérieures imposent aux organismes. Conformations et fonctionnements sont, en principe, indifférents ou gênants ; pour tout dire, en faisant une simple constatation sans porter un jugement de valeur, ils n'empêchent pas l'organisme de vivre, *ils ne sont pas nuisibles*.

(1) Voir p. 54.

CHAPITRE VI

La non-nocivité

Quel que soit le fonctionnement, quelle que soit la conformation, le seul jugement que nous puissions porter sans risquer de commettre une erreur grave se réduit bien à constater la *non-nocivité*.

Mais il faut alors s'entendre.

Divers naturalistes, frappés par l'insignifiance de certains caractères, ont été amenés à distinguer des caractères « utiles » et des caractères d' « ornement ». Darwin lui-même (1) admet l'existence de variations « insignifiantes » et déclare que la sélection naturelle ne porte certainement pas sur elles. Il n'indique point ce qu'il entend au juste par variations « insignifiantes », mais le contexte indique qu'il pense à des particularités de coloration ou à des dispositions du même ordre. R. Wallace (2) ne partage pas cette opinion. Bien au contraire, il insiste sur l'importance du principe d'utilité, estimant, nous l'avons vu (3), que rien n'existe qui ne soit utile. Ray-Lankester (4) tend à concilier ces deux opinions extrêmes; il admet qu'une disposition morphologique puisse n'avoir aucune utilité réelle; elle rentrerait alors dans le groupe des corrélations de Darwin et serait la conséquence d'autres dispositions, moins visibles, mais essentiellement utiles. Wallace (5) refuse de se ranger à ce point de vue; pour lui, décidément, rien n'est inutile. Romanes (6), suivi par Hutton, accepte, au contraire, l'opinion de Darwin et

---

(1) Ch. Darwin, *Origine des espèces*, p. 86.
(2) A.-R. Wallace, La sélection naturelle, *Ed. franç.*, p. 47.
(3) V. p. 30.
(4) Ray Lankester, The present evolution of man, 1896.
(5) A.-R. Wallace, The problem of utility: on specific character always or generality useful, *J. Lin. Soc.*, 1896.
(6) G.-J. Romanes, Darwin and after Darwin : an exposition of the darwinian theory, and a discussion on post-darwinian question; II, Heredity and utility. London, 1895.

admet la possibilité de caractères « indifférents (1) ». Tel est aussi l'avis de Henslow (2) qui met en relief l'inutilité d'un certain nombre de caractères « spécifiques ». Allant plus loin, Henslow considère que certains caractères spécifiques des plantes sont véritablement nuisibles, notamment ceux qui mettent obstacle à l'autofécondation, dont l'utilité serait incontestable, contrairement à l'assertion de Darwin. L'auteur, au surplus, se borne à cette affirmation, sans en tirer la moindre conséquence. La même idée se retrouve sous la plume de D. Hume que l'harmonie universelle frappait et surprenait. Concevant « une continuelle succession de chaos et de désordre », un changement perpétuel des individus, l'adaptation prenait à ses yeux la valeur d'une coïncidence, d'une possibilité momentanée. « Il est donc inutile d'insister, écrit-il, sur l'usage des parties chez les animaux et les plantes et sur la curieuse adaptation des unes aux autres. Je voudrais bien savoir comment un animal pourrait subsister, à moins que ses parties ne fussent adaptées de la sorte. Ne voyons-nous pas qu'il périt immédiatement toutes les fois que cesse cette adaptation et que sa matière en voie de se corrompre revêt quelque nouvelle forme (3) ». Et Delage (4), également, paraît avoir soupçonné que la sélection porte seulement sur « les dispositions très désavantageuses » ; il l'indique tout au moins en une courte phrase, sans le démontrer, sans en rien tirer, demeurant d'ailleurs enfermé dans la conception de l'adaptation morphologique.

L'indication, toutefois, comme la pensée de Hume et celle de Henslow, s'oppose nettement aux idées défendues par Darwin, pour qui une disposition, *si peu nuisible soit-elle*, donne nécessairement prise à la sélection et entraîne la disparition de l'organisme. D'autres auteurs, accordant à la sélection plus d'importance que ne lui en accorde Darwin lui-même, admettent qu'elle porte sur l'inutile et l'indifférent.

---

(1) F.-W. Hutton. The problem of utility, *J. Lin. Soc.*, 1897.
(2) S. Henslow, Does natural selection play ony part in the origin of species among plants, *Nat. Sc.*, 1897.
(3) David Hume, Œuvres philosophiques. Essai sur la religion naturelle *Edit. franç.*, Alcan, 1912, t. I, p. 252.
(4) Y. Delage, La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale. Paris, 1895, p. 828.

Kammerer (1) exprime cette idée sans détours, mais aussi sans justification, tandis que Ehrenfels (2) essaie d'en fournir une explication. Suivant lui, l'utilité ne doit pas seulement être considérée au point de vue de l'individu isolé ; la valeur d'un caractère ne se mesure pas à son importance propre, mais au fait qu'il appartient à un très grand nombre d'individus et à une longue série de générations. L'auteur pense que ces caractères s'accroissent avec le temps et finissent par devenir utiles.

Ces discussions n'ont aucune portée ni aucun intérêt, puisqu'elles n'aboutissent à aucune conclusion. L'important n'est pas de savoir s'il existe ou non des caractères indifférents échappant à la sélection ou lui donnant prise, mais bien si la sélection joue vraiment le rôle qu'on lui attribue communément. Or, des faits précédemment exposés se dégage cette idée principale que les dispositions morphologiques les plus diverses, issues de l'interaction de l'organisme avec un milieu déterminé, sont toujours quelconques par rapport à l'utilité qu'elles pourraient avoir pour cet organisme. Souvent elles sont indifférentes, elles ne gênent ni ne facilitent les échanges ; mais souvent aussi, par un moyen ou par un autre, elles rendent moins facile, sinon difficile, la continuation de la vie ; sans être vraiment nuisibles, elles touchent aux confins de la nocivité. Il ne s'agit donc pas simplement de disputer sur la disparition ou la persistance de caractères indifférents, car leur persistance pourrait aussi bien résulter du fait que l'ensemble des autres dispositions de l'individu seraient les meilleures possibles et lui procureraient de sérieux avantages ; il s'agit précisément de remettre en question l'idée fondamentale que tout organisme — plante ou animal — qui vit et se reproduit se trouve nécessairement placé dans les conditions les meilleures, et se transforme de manière à utiliser ces conditions pour le mieux. L'étude des conséquences résultant de l'influence d'un milieu déterminé prouve déjà qu'il n'en est pas forcément ainsi en toute occasion ; l'examen d'un

---

(1) Kammerer. Allgemeine symbiose und Kampf ums Dasein, als gleichberechtige. Triebkräfte der Evolution, *Arch. f. Rass-G. biol.*, 1909.

(2) Ehrenfels, Zur Frage der Selektionwerthes kleiner Variationen, *Arch. f. Rass-G. biol.*, 1904.

certain nombre de faits, choisis parmi les plus connus, achèvera la démonstration en la généralisant (1).

Une vue rapide permet d'apercevoir un grand nombre de dispositions dont l'utilité ne semble pas évidente par elle-même. A ne considérer que les Arthropodes, que signifie la multiplicité de leurs appendices ? La seule comparaison des Myriapodes chilognathes et chilopodes est déjà fort suggestive: ceux-ci ont une paire de pattes par segment, ceux-là en ont deux; et ni l'une ni l'autre disposition ne semble particulièrement avantageuse. Le nombre considérable des pattes ne facilite nullement la marche des Chilognathes, ces pattes sont extrêmement courtes et leur nombre ne compense pas leur brièveté; ils se déplacent avec lenteur, relativement à certains Chilopodes : en somme, on aperçoit surtout les inconvénients de la multiplicité et de la conformation des appendices.

J'entends bien qu'il est toujours possible d'imaginer une série de raisons pour transformer un inconvénient en avantage. J'en aperçois quelques-unes; mais aucune ne soutient un instant la critique. Les questions de descendance ne sauraient servir d'argument, puisque nous ignorons à peu près tout à ce sujet et que, d'ailleurs, descendance n'implique pas perfectionnement. — Si l'on avance que les Chilognathes se roulent parfois en boule sous l'influence d'excitations extérieures, et que la brièveté de leurs pattes facilite ce mouvement, il est trop facile de répondre que toutes les espèces du même groupe ne se comportent pas ainsi. En réalité, tous les Myriapodes ont un genre de vie très comparable; on les rencontre dans des conditions analogues. Sans doute, leur régime alimentaire n'est pas toujours le même; mais il n'y a aucune relation nécessaire entre un régime alimentaire et la longueur ou le nombre des appendices. Certains Chilopodes, d'ailleurs, les Géophiles, ont des pattes fort courtes et n'en ont qu'une paire par segment, alors que leur corps est très allongé. Même, il est fort suggestif de comparer les Géophiles, Chilopodes, aux Polydesmes, Chilognathes, dont les pattes

(1) J'ai choisi ces faits, comme les précédents, dans l'ordre morphologique, me réservant de montrer ultérieurement que les faits de comportement sont entièrement comparables à ce point de vue.

sont tout à fait comparables par leurs dimensions générales. La comparaison fait ressortir avec une particulière netteté l'inutilité de la disposition diplopode ; elle ne facilite en aucune façon les mouvements, elle les entrave peut-être même, car un Polydesme se déplace sensiblement moins vite qu'un Géophile.

Poussant plus loin l'analyse, on pourrait se demander dans quelle mesure la présence d'une paire de pattes par anneau correspond, chez les Chilopodes eux-mêmes, à une utilité quelconque. Les Araignées, les Insectes, parfois pourtant très allongés, n'ont qu'un nombre très restreint d'appendices; bien mieux, certains Chilopodes, tels que *Lithobius forficatus*, n'utilisent que très exceptionnellement leurs deux ou trois dernières paires de pattes, qui restent inertes quand l'animal se déplace, sauf quand il marche à reculons. Mais, outre que ce dernier mode de progression est exceptionnel, il s'exécuterait de la même manière, sans le secours des pattes postérieures.

D'une façon générale, la multiplicté des appendices locomoteurs ne constitue donc pas un avantage véritable. On peut aisément constater, par exemple, que l'allure d'une Araignée devenue accidentellement hexapode ne subit aucune modification appréciable. De plus, le nombre des appendices n'entre pas seul en ligne de compte ; leurs dimensions méritent aussi un examen attentif. Chez nombre d'Insectes et chez diverses Araignées, les pattes ont une longueur démesurée qui semble procurer plutôt une gêne qu'un avantage. J'ai souvent observé, à ce point de vue, diverses Tipules, et notamment *Tipula paludosa* extrêmement commune en septembre dans les terrains humides (fig. 43). Leur corps relativement lourd porte six pattes très longues et très grêles; leur démarche est maladroite, parfois une patte s'accroche à un minuscule accident de terrain, elle se plie et se retourne; les pattes postérieures sont peu mobiles, l'animal les traîne plutôt qu'il ne s'en sert. Pendant la marche, les pattes se redressent et fléchissent alternativement, soulevant le corps au-dessus du sol ou le laissant assez brusquement choir vers le sol. Fréquemment l'animal marche dans l'herbe; alors ses pattes s'empêtrent et il reste sur place. Dans la station, les

pattes ne jouent aucun rôle utile, car elles ne soutiennent guère le corps.

Ces Insectes, au moins, volent-ils avec quelque activité, et leurs ailes leur rendent-elles le service que les pattes leur refusent ? Ils volent lourdement, brièvement ; constamment ils retombent sur le sol et constamment ils repartent. Parfois ils s'accrochent aux branches d'un buisson ; encore faut-il dire que le terme « s'accrocher » doit être souvent pris dans son sens littéral: les pattes postérieures, qui pendent inertes, heurtent les branches et le heurt fait arrêter l'animal. Tout indique donc que la longueur des pattes place constamment les Tipules devant des difficultés à surmonter. Et, aux faits

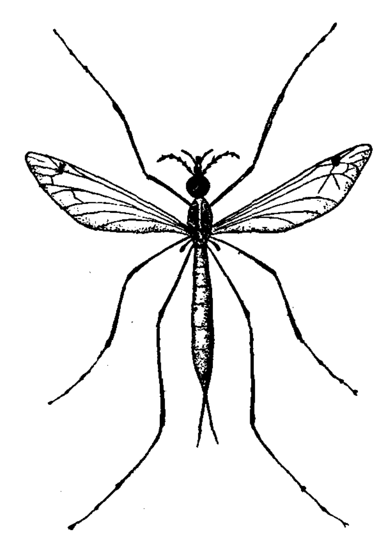


Fig. 43. — *Tipula paludosa.*

d'observations qui dictent cette conclusion, je puis ajouter un fait expérimental: la longueur des pattes de *Tipula paludosa* tient surtout à la longueur des tarses, qui dépasse celle des tibias ; si, d'un coup de ciseaux, on supprime la plus grande partie des tarses, la démarche change d'une façon très sensible, elle devient plus régulière et nettement plus rapide.

Aucun doute ne subsiste plus. *Tipula paludosa* est un

Insecte particulièrement mal conformé ; pour lui, les dimensions des pattes n'est pas seulement indifférente, elle est franchement gênante, et la gêne qu'elle provoque entraîne parfois des accidents. L'Insecte vit néanmoins ; il se reproduit même, et parfois en abondance, sans qu'une disposition ou un fonctionnement quelconques compense les déficits sérieux que nous constatons ; les ailes elles-mêmes n'apportent aucun secours.

D'autres Arthropodes, également pourvus d'appendices trop longs sont, en outre, aptères. Tels les *Phalangium*, ces Arachnides au corps ovoïde porté sur 8 pattes démesurées. Une observation suivie et renouvelée montre clairement que ces appendices disproportionnés ne procurent à l'animal aucun avantage. S'il marche un peu plus vite que les Tipules, il ne marche pas avec une grande rapidité et sa lenteur relative tient, visiblement, à la longueur des appendices. Ceci, en outre, facilite des accrochages multiples. Evidemment, on peut dire qu'à cet inconvénient s'oppose la possibilité d'une autotomie. Mais il ne semble pas évident que cette facilité d'amputation compense utilement un inconvénient et n'en soit pas elle-même un autre, non moins sérieux. Car, enfin, pour peu que l'autotomie se renouvelle, l'animal se trouve privé de tout ses moyens de locomotion. L'autotomie, d'ailleurs, ne se produit que dans des conditions bien déterminées, en l'absence desquelles le *Phalangium* peut fort bien rester accroché, sans possibilité de libération.

L'étude des appendices locomoteurs fournit encore d'autres indications très nettes touchant l'inutilité, le désavantage, de certaines dispositions anatomiques ou de certains fonctionnements. Chez nombre d'espèces d'Insectes, on rencontre des individus ailés et d'autres aptères. Or, nous avons précédemment vu, à propos de faits précis, que le déterminisme de la disparition des ailes ne tenait nullement au genre de vie mené par l'animal ; nous allons voir, maintenant, que cette disposition entraîne de véritables et, parfois, très sérieux inconvénients. Ces inconvénients, suivant le cas, sont graves ou légers. Les *Platyphyma*, ces Criquets aptères dont nous avons déjà parlé (1), se comportent exactement comme

(1) V. p. 22.

les Criquets ailés, et il ne semble pas que l'absence ou la présence d'ailes joue un rôle très appréciable. De même en est-il pour *Sycosoter lavagnei* dont les individus ailés utilisent à peine leurs ailes et mènent une vie tout à fait semblable à celle que mènent les individus aptères. Mais, pour d'autres espèces, les inconvénients deviennent frappants. De deux Hyménoptères parasites, comparables par leur genre de vie, dont l'un est ailé et l'autre aptère (fig. 44 et 45), l'avantage va nécessairement au premier en diverses circonstances. Les femelles des Chrysides, par exemple, se déplacent en volant, passent rapidement d'un nid à l'autre et peuvent « explorer » une vaste surface en peu de temps. Au contraire, les femelles des Mutilles, aptères, se livrent aux mêmes « explorations » en marchant. Sans doute, elles marchent relativement vite;

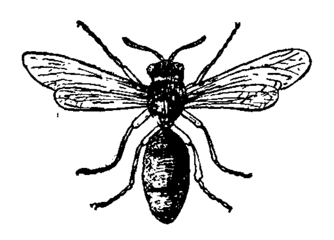


Fig. 44. — Chryside.

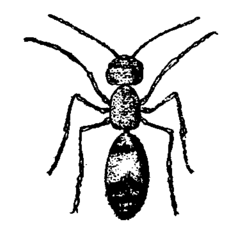


Fig. 45. — Mutille femelle

elles n'en parcourent pas moins une distance infiniment courte comparativement à celle qu'elles parcourraient en volant. A quelque point de vue que l'on se place, on n'aperçoit pas l'utilité de l'absence des ailes chez ce parasite; on en aperçoit clairement, au contraire, les conséquences fâcheuses: l'individu effectue un travail considérable pour un effet utile faible. D'aucuns prétendront, peut-être, que si les avantages des Mutilles diminuent, leurs victimes éventuelles tirent bénéfice de cette moindre activité car, se déplaçant beaucoup moins vite, les parasites ne rencontrent qu'un plus petit nombre de nids à visiter. L'inconvénient n'en persiste pas moins tout entier, en face d'un avantage illusoire et qui ne pourrait, du reste, avoir aucune action, directe ou indirecte, sur la disparition des ailes des Mutilles. Pour n'être pas illusoire, au surplus, il faudrait que l'avantage fut

complété par l'aptérisme de tous les parasites, ce qui n'est pas précisément le cas. Dès lors, l'activité limitée place les Mutilles en infériorité manifeste vis-à-vis d'autres parasites, sans augmenter les chances des victimes éventuelles d'éviter l'un quelconque des parasites analogues ou différents.

L'absence d'ailes entraîne un inconvénient d'un autre ordre chez un Hémiptère aquatique, *Naucoris maculata*, inconvénient qui ressort de la comparaison de cette espèce avec *N. cimicoïdes*. Celle-ci, pourvue d'ailes, vole la nuit ; celle-là, aptère, doit rester où elle est née. Elle subira donc tous les changements dont la mare qu'elle habite sera le théâtre, quelles que soient ses affinités, quelle que soit sa résistance; les variations de température, de salure, de quantité d'eau s'imposeront à elle, tandis que *N. cimicoïdes* pourra, en quelque mesure, s'y soustraire.

Enfin, dans la plupart des espèces d'Hydromètres (*Velia*, *Gerris*, etc.), existent, concurremment, des individus aptères et des individus ailés. La proportion des deux formes varie suivant les lieux, mais, très généralement, la forme aptère domine. Pour ce qui est spécialement de *Velia currens*, Giard donne la forme ailée comme très exceptionnelle en France (1). Tous ces animaux vivent, on le sait, en essaims plus ou moins nombreux qui marchent sur l'eau; leurs déplacements par cette voie sont limités et l'avantage d'ailes fonctionnelles ne fait aucun doute. Il est donc vraiment remarquable que ces organes fassent presque constamment défaut. On en peut dire autant pour tous les Insectes aptères : ils vivent et se multiplient, en dépit d'une infériorité flagrante. Serait-elle compensée par un avantage quelconque ? on n'en peut concevoir aucun. L'aptérisme n'est certainement jamais un avantage; il peut ne pas être un inconvénient grave.

La cécité ne saurait être non plus un avantage. Nous avons reconnu qu'elle n'en procure aucun aux animaux cavernicoles; elle n'en procure assurément pas aux animaux lucicoles. Quel profit *Eutermes monoceros* retire-t-il de sa cécité, alors qu'il conserve des habitudes en partie diurnes ? Il n'en retire que des difficultés, et Bugnion en souligne

---

(1) A. Giard, Sur la forme macroptère de *Velia currens*, *Œuvres diverses* t. II.

quelques-unes, montrant en particulier que ces Termites s'égarent parfois, en heurtant contre les obstacles (1). Certains individus subissent évidemment les plus fâcheuses conséquences de cette disparition des yeux. Dans l'ensemble, et ne considérant que le résultat final, la cécité est une gêne parfois légère, parfois grave, qui peut aboutir à la nocivité proprement dite.

Du côté des plantes, nous rencontrons des faits exactement superposables. Tout d'abord, il convient de souligner la parfaite indifférence, quant à l'activité des échanges, de la forme des feuilles. Toutes les formes sont également compatibles avec la respiration, la transpiration, l'assimilation; aucune d'elle ne correspond à un mode déterminé de fonctionnement. Bien mieux, la situation relative des feuilles sur les tiges, la phyllotaxie, n'a pas la moindre influence sur la vie des plantes; et de même, la disposition des sépales et des pétales. Nul, que je sache, ne s'est d'ailleurs préoccupé de trouver une utilité quelconque à ces dispositions infiniment variées.

Mais divers naturalistes ont cherché à savoir à quoi correspond la pulpe des fruits charnus de certaines plantes. J. Massart (2) tire de quelques expériences l'opinion que les sucs de cette pulpe des fruits empêchent la germination des graines. Et voilà pourquoi les graines mûres de Melon, de Tomates ou d'Oranges ne germent pas tant qu'elles demeurent dans les fruits, et germent dès qu'on les met en terre en leur fournissant de la chaleur et de l'humidité.

Le suc de ces fruits renferme une quantité appréciable de sucre, et le liquide ainsi concentré exercerait sur le germe une action osmotique. Par là même s'expliquerait « pourquoi le sucre des fruits est presque toujours de la glycose et non de la saccharose, puisque, à poids égal, la glycose a une pression osmotique presque double de celle de la saccharose ». Evitons ce pénible cercle vicieux et tâchons de comprendre ce que valent exactement les expériences de Massart. Les faits eux-mêmes ne sont pas discutables; mais leur interprétation

(1) Ed. Bugnion, *op. cit.*
(2) J. Massart, Pourquoi les graines ne germent pas dans les fruits charnus, *Bull. sc. Fr. et Belg.*, 1917.

dérive toujours de la même idée préconçue: rien n'existe qui ne soit utile. Que les graines de Melon, de Tomates, d'Oranges, de Poires ne germent pas dans le fruit même, nous le constatons et n'éprouvons aucune difficulté à admettre que la concentration des sucs du fruit en est la principale cause. Nous en pouvons conclure que les choses se passent ainsi dans ces cas particuliers. Mais notre conclusion ne s'étendra pas au delà, parce que, dans un très grand nombre d'autres cas, la chair sucrée qui enveloppe les graines n'exerce certainement aucune action et que, dans d'autres cas, elle exerce une action nocive.

Que le mésocarpe charnu soit souvent sans influence, on s'en convaincra aisément en observant les fruits de *Rubus*. Autour des graines de cette plante se développe un tissu succulent, entièrement comparable, quant à sa constitution, à celui de tous les fruits charnus. Ce tissu exerce-t-il sur les graines une action retardante ? Peut-être bien ; mais en son absence les choses se passeraient exactement de la même manière. Les graines de *Rubus* se comportent, en effet, comme un fruit sec. A peine le mésocarpe charnu a-t-il atteint sa maturité qu'il se dessèche — et se dessèche assez vite — tandis que le fruit tout entier demeure fixé sur la tige et ne peut, en aucune manière, rencontrer les conditions indispensables à sa germination. Si, d'aventure, les fruits tombent sur le sol, la pulpe charnue disparaît vite par dessiccation ou décomposition, suivant le temps qu'il fait.

D'autres fruits charnus donnent lieu aux mêmes constatations, tels ceux de *Prunus spinosa* qui se dessèchent également sur place. Pour ceux-ci, d'ailleurs, comme pour les cerises, les pêches, les abricots, les nèfles, la question se présente sous un aspect encore plus singulier. L'endocarpe extrêmement dur, peu perméable, qui entoure les graines de ces fruits, oppose un obstacle presque absolu à toute action osmotique. L'influence de la pulpe charnue devient alors identiquement nulle, aussi bien que son utilité. Libre à quiconque d'affirmer que la formation de chair sucrée sert à l'Homme ou à d'autres organismes ; il ne s'ensuivra pas qu'il y ait une relation véritable entre la formation et l'utilisation. Demeurant au contact des faits accessibles à l'analyse,

nous constatons d'abord que l'existence d'une drupe ou d'une baie ne procure aux graines aucun avantage.

Mais nous constatons, ensuite, qu'elle deviendrait facilement un danger, qu'elle est une menace permanente. Et, en effet, Massart remarque que si la pression osmotique développée par le mésocarpe charnu, en tant que solution sucrée, retarde parfois la germination des graines, parfois aussi elle tue simplement les graines.

Sans doute, ce résultat est obtenu sur des fruits secs expérimentalement immergés dans le suc des fruits charnus; il n'en a pas moins une grande portée, car il donne la signification générale des fruits charnus, que Massart ne semble pas avoir aperçue. Lorsque, sous des influences et dans des conditions que nous ignorons, le mésocarpe d'un fruit se transforme en un tissu charnu et sucré, cette transformation ne correspond nullement à la nécessité d'assurer la vie de la plante ou la pérennité de l'espèce. Conséquence des échanges qui s'effectuent entre l'organisme et le milieu au moment considéré, cette transformation pourra ultérieurement jouer un rôle dans la vie du végétal et, si elle en joue un, il sera favorable, gênant ou nuisible. En fait, le tissu charnu et sucré déshydrate les graines; si la déshydratation s'arrête assez tôt, elle retarde simplement la germination; si elle va trop loin, elle tue la graine. L'action retardante que nous constatons actuellement sur les graines de Melons, de Tomates ou autres, n'est donc pas, à vrai dire, une action utile; elle devient facilement nocive. Chaque fois qu'elle le devient, la graine disparaît, les plantes avec elle, et nous ne savons sur elles rien de plus; nous connaissons seulement les individus ou les espèces chez qui l'action s'exerce aux confins de la nocivité.

Les plantes, du reste, tirent-elles un bénéfice quelconque du retard imposé à la germination? Ce bénéfice réside uniquement dans notre esprit. Parce que les événements suivent un certain cours, nous concluons qu'ils doivent nécessairement le suivre; parce que les graines de divers fruits charnus ne germent pas tant qu'elles sont enfermées dans le mésocarpe, nous admettons que ces graines ont passé au crible de la sélection et que, par suite, elles se comportent

de la façon la meilleure qui soit, qu'elles ne pourraient, sans danger, se comporter autrement.

Or, si elles se comportaient autrement, nos conclusions ne changeraient pas. De la même manière, et avec autant d'assurance, nous affirmerions que le cours des événements suit la voie la plus propice et ne saurait être modifié sans dommage. Si les graines de Melon germaient dans le fruit et plongeaient leurs radicelles dans l'épaisseur de la pulpe, nous admirerions cette « adaptation merveilleuse », grâce à laquelle la plantule trouve à côté d'elle ses premiers aliments, et ses meilleurs, avant d'en être réduite à puiser dans le sol des matériaux de moindre valeur. Et c'est précisément le raisonnement que nous tenons, non plus pour les graines enfermées dans un mésocarpe charnu, mais pour celles qui renferment un albumen abondant, pour toutes les plantes qui accumulent dans leurs cotylédons, dans leurs feuilles, leurs tiges ou leurs racines des substances dites de « réserve ». Ces substances permettent à la plante de germer ou de croître en dehors du sol, dans certaines conditions de température et d'humidité. Mais ces graines n'en germeraient pas moins, comme beaucoup d'autres le font, en puisant des matériaux immédiatement et directement dans le sol. Assurément, la croissance ne s'effectuerait pas de la même manière, puisque les conditions de nutrition ne seraient pas les mêmes; elle s'effectuerait pourtant, comme Urbain l'a récemment indiqué (1). En définitive, ces substances de « réserve » jouent, vis-à-vis des plantes, un rôle exactement inverse à celui que jouent les substances de la pulpe des fruits charnus; nous les interprétons néanmoins toutes d'une manière analogue, en les considérant comme également favorables.

Par elles-mêmes, pourtant, elles n'ont aucun intérêt, et Lapicque vient d'en fournir une preuve décisive (2) à propos d'une Algue annuelle, *Saccorhiza bulbosa*. Du sucre s'accumule dans les tissus de cette Algue et s'y accumule en telle abondance qu'il détermine la formation d'un bulbe. Cette « réserve », néanmoins, n'empêche pas la plante de mourir vers l'automne, de sorte que le sucre libéré se répand sans

(1) A. Urbain, Influence des matières de réserve de la graine sur le développement des plantes phanérogames, *Th. Fac. Sc. Paris,* 1920.

(2) L. Lapicque, Sur la biologie de *Saccorhiza bulbosa, Soc. de biol.,* 1921.

profit dans la mer. Ainsi, tout bien considéré, les diverses substances accumulées dans les tissus végétaux résultent des conditions générales d'échanges de l'organisme avec le milieu; une fois constituées elles interviennent forcément dans ces échanges: souvent inutiles, elles sont souvent une gêne, sinon plus.

Le métabolisme des plantes a, parfois, d'autres conséquences dangereuses et capables de devenir nuisibles. Dès la fin de l'hiver, par exemple, les Amandiers se couvrent de fleurs. A cette époque, les journées sont quelquefois relativement chaudes, les nuits plutôt froides, les gelées fréquentes et la neige possible; l'ensemble des conditions extérieures est, en somme, peu favorable à la végétation. En outre, les pousses jeunes, à tissus minces et très aqueuses, sont particulièrement sensibles aux températures basses et les fleurs plus encore, peut-être. Par suite, la précocité des Amandiers produit l'effet d'une véritable gageure. Je ne sais si des naturalistes ont imaginé quelque raison pour l'expliquer et la légitimer. On peut évidemment penser que, paraissant si tôt, les fleurs d'Amandiers évitent la visite des Insectes et tout contact avec un pollen étranger; le « bénéfice » semblerait assez illusoire, en regard du danger qu'elles courent du fait de l'abaissement de la température. Cette floraison précoce a tous les caractères d'une imperfection; les effets fâcheux n'en sont d'ailleurs pas rares.

Ici, du moins, l'imperfection ne se dissimule pas sous les dehors d'un mécanisme compliqué. Il n'en va pas toujours ainsi. Nous trouverons aisément des exemples contraires. L'appareil gastrique des Ruminants fournit l'un des plus curieux (fig. 46). Cet appareil, on le sait, se compose de quatre poches: à l'œsophage fait immédiatement suite le *rumen;* celui-ci s'ouvre à la fois dans le *feuillet* et dans le *réseau,* ce dernier communique directement avec la *caillette.* Le rumen est un vaste sac qui constitue les neuf dixièmes de la masse totale et forme une poche profonde. L'orifice œsophagien et celui du feuillet sont situés tous deux sur le bord supérieur, bord disposé de telle sorte qu'il forme, à l'intérieur même de la cavité, une gouttière s'ouvrant en bas, la gouttière

œsophagienne. Lorsque l'animal broute, il coupe l'herbe avec ses dents et l'avale, après l'avoir sommairement mâchée ; elle passe par l'œsophage et, la gouttière œsophagienne étant ouverte, tombe dans le rumen. Celui-ci n'est qu'un réservoir ; l'herbe passe dans le réseau, annexe du rumen, où elle est ramollie. Au bout d'un certain temps, la contraction des parois ramène les aliments vers la bouche, où ils sont alors broyés et insalivés ; puis ils redescendent par l'œsophage, s'engagent dans la gouttière œsophagienne fermée et tombent dans le feuillet, poche surtout musculaire qui achève la trituration, enfin dans la caillette où s'effectue la véritable digestion.

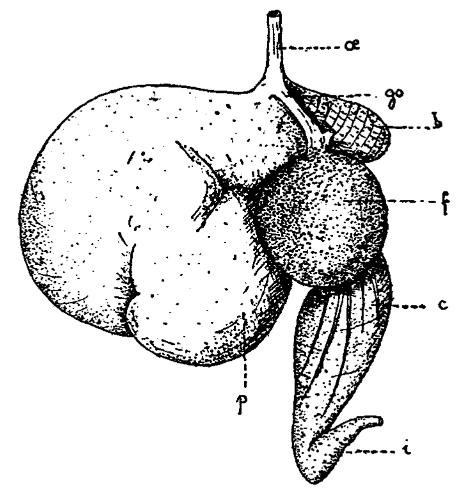


Fig. 46. — Estomac de ruminant : œ. œsophage ; go. gouttière œsophagienne ; b. bonnet ; f. feuillet ; C. caillette ; p. panse ; i. intestin.

Du point de vue anatomique, comme du point de vue physiologique, voilà donc un appareil et un fonctionnement fort compliqués. Comment douter que cette complication ne soit vraiment utile ? Aussi, les auteurs, tenant la rumination comme un fonctionnement indispensable a priori, considèrent-ils l'ensemble des quatre poches comme un appareil « admirablement disposé pour cette fin physiologique » (1).

(1) H. Chauveau et S. Arloing, Traité d'anatomie comparée des animaux domestiques, 4e édit., 1890.

Pourtant, on n'aperçoit pas, du premier coup d'œil, la signification profonde de la rumination ; mais, comme il en faut une, Claus (1), suivi par tous les zoologistes, fournit la suivante : se nourrissant uniquement de végétaux et ceux-ci ne renfermant qu'une faible quantité d'albuminoïdes, les Ruminants doivent, en conséquence, absorber une masse considérable d'herbe et de feuilles. Or, la plupart d'entre eux n'échappant à leurs ennemis que par la vitesse de leur course, ils sont toujours sur le qui-vive ; aussi remplissent-ils hâtivement leur rumen, « et cherchent-ils ensuite un lieu tranquille et abrité pour se livrer au travail de la mastication ». L'explication ne manque pas d'ingéniosité ; seulement, le moindre bon sens en montrerait toute l'insuffisance, si des faits précis n'en faisaient ressortir la vanité, — en même temps que l'inutilité de ces diverses complications anatomiques et fonctionnelles. Même admise comme un fait, la rumination n'exigerait pas l'existence de quatre poches distinctes ; trois, au plus, donneraient le même résultat, puisqu'elles le donnent chez le Dromadaire, le Lama, le Chameau, le Chevrotain. En effet, le rumen et le réseau de ces animaux forment un sac unique ; seuls, quelques détails de structure interne indiquent une légère différence entre la partie antérieure et le reste. L'apparent perfectionnement que l'on rencontre chez les autres Ruminants n'améliore donc pas le fonctionnement du tube digestif, il le complique ; et l'utilité de la complication ne ressort pas clairement.

Mais, avant tout, se pose la question même de savoir si la rumination répond à une utilité quelconque, si elle n'est pas plutôt nuisible à un certain degré. L'explication proposée par Claus, et généralement admise aujourd'hui, ne tient pas compte d'un fait très précis : les Ruminants ne sont pas les seuls Mammifères herbivores ; ils ne sont donc pas les seuls auxquels le régime alimentaire ne fournisse qu'une faible quantité d'albuminoïdes ; les Equidés ont très exactement le même régime et le même genre de vie ; même, la course est pour eux la meilleure sauvegarde, plus encore que pour les Ruminants dont plusieurs possèdent des cornes solides. Or, l'estomac du Cheval ne sert pas de réservoir ; c'est une poche

(1) Claus. Traité de Zoologie.

simple, dans laquelle les aliments tombent directement, et l'animal doit mâcher au moment même où il broute. Bien mieux, cette poche stomacale présente une remarquable imperfection: sa structure est, en partie, celle de l'œsophage, elle ne renferme aucune glande à suc gastrique et ne joue qu'un rôle limité dans la digestion. Rien ne donne à penser, cependant, que le Cheval digère moins bien, se nourrisse moins bien que les Ruminants. Et, en fin de compte, l'extrême complication structurale et fonctionnelle de l'appareil stomacal de ces derniers provoque une dépense considérable d'énergie, sans aucune utilité véritable. En effet, le retour des aliments vers la bouche résulte des mouvements anti-péristaltiques des muscles de l'œsophage et du rumen; leur retour vers la caillette nécessite une nouvelle contraction des muscles œsophagiens. Il s'ensuit un double effort musculaire, un surcroît de travail qui n'existe pas en dehors des Ruminants. La raison de cette dépense excessive, comme celle de cette complication anatomique, ne doit évidemment pas être cherchée dans l'utilité que l'une ou l'autre pourrait avoir; toutes deux dérivent d'influences inconnues, et sûrement complexes; toutes deux marquent une imperfection notable, avec un léger degré de nocivité.

D'une façon plus générale, d'ailleurs, l'estomac pourrait bien n'être, lui aussi, qu'une complication anatomique sans utilité fonctionnelle directe. Un animal expérimentalement privé d'estomac digère avec le seul secours des glandes intestinales, et digère d'une manière satisfaisante. Les Monotrèmes, du reste, n'ont pour ainsi dire pas d'estomac, physiologiquement parlant, puisqu'il n'est qu'une dilatation de l'œsophage sans différenciations histologiques spéciales. Et pourtant, les Monotrèmes absorbent, comme tous les animaux, des aliments qui ne sont assimilables qu'après une digestion complète. De même, chez divers Poissons, la portion élargie de l'intestin antérieur (estomac des anatomistes) ne renferme pas de glandes gastriques (*Cobitis fossilis*, Carpe, Tanche, Gardon, etc.), et pourtant ces Poissons prennent une nourriture (Vers, larves d'Insectes, Crustacés) qui implique une véritable digestion: celle-ci s'accomplit dans la région de l'intestin qui fait suite à l'estomac, région physiologique-

ment homologue à la région pancréatique de l'intestin grêle des Mammifères.

Bien des dispositions anatomiques soulèvent les mêmes difficultés. La tradition veut que chacune corresponde à un « avantage » et résulte d'un « perfectionnement ». Mais la tradition n'est qu'une idée préconçue; elle suggère toujours des explications, sans prendre garde à leur vraisemblance. Le cas des capsules surrénales, auquel j'ai déjà fait allusion (1), montre un aspect particulier des suggestions que fournit une idée préconçue. Fixés chez l'Homme au-dessus du rein, ces organes résultent de la fusion de deux ébauches indépendantes, l'une (*corps suprarénaux*) provenant des ébauches des ganglions du nerf sympathique, l'autre (*corps interrénaux*) provenant d'une zone voisine de celle qui donne naissance au rein. La fusion des deux ébauches s'effectue d'une manière plus ou moins complète, non seulement chez les Mammifères, mais aussi chez les Batraciens, les Reptiles, et les Oiseaux; chez les Poissons, au contraire, corps suprarénaux et corps interrénaux demeurent distincts les uns des autres. D'où provient cette différence ? Nous n'en savons absolument rien et ne possédons aucune donnée qui mette sur le chemin d'une explication valable. Les embryologistes devraient donc se contenter de penser que la différence constatée tient aux différences constitutionnelles fondamentales qui séparent les Poissons des autres Vertébrés; ils devraient, en outre, se demander si les deux dispositions sont fonctionnellement équivalentes, si l'une ne vaut pas mieux que l'autre ou inversement. Mais ces considérations et ces questions leur paraissent dénuées d'intérêt; il leur importe bien davantage d'imaginer, sans aucun élément pour le faire, les raisons de la coalescence. Et ces raisons, les voici : les viscères abdominaux, ainsi que le système sympathique, prennent un grand développement chez les Vertébrés terrestres; par suite, les corps suprarénaux issus des ganglions sympathiques abdominaux deviennent plus volumineux et, se rapprochant les uns des autres, « ont un avantage à se fusionner plus ou moins avec les éléments interrénaux et à

(1) V. p. 28.

former avec eux une nouvelle unité anatomique qui se fait une place à part dans la cavité viscérale (1) ». L'union fait la force, sans doute ; tout de même, ici, l'avantage ne ressort pas avec une éclatante évidence. En dépit de l'importance prise par les viscères abdominaux, les corps suprarénaux et et les interrénaux auraient pu demeurer distincts, sans provoquer aucune gêne, ni sans en éprouver eux-mêmes. Leur fonctionnement n'en aurait subi aucune modification. En fait, chacune des deux dispositions appartient à un système anatomo-physiologique différent ; ce système forme un tout et les dispositions locales n'en sont jamais que la résultante. Dans le cas particulier des capsules surrénales, le système n'est pas incompatible avec l'existence, ni la fusion, ni l'indépendance ne sont nuisibles, les organismes vivent et se développent, sans qu'il y ait lieu de rechercher si l'une vaut mieux que l'autre. Sur leur genèse lointaine, nous ne possédons aucune donnée, et l'état de nos connaissances ne gagne rien à s'encombrer d'explications purement verbales.

Encore, dans le cas des capsules surrénales, l'explication ne vise-t-elle pas à rendre compte des phénomènes physiologiques et psychologiques. Quand il s'agit du chiasma des nerfs optiques, l'explication vise plus haut. Pour tout esprit positif, le chiasma des nerfs optiques est un véritable paradoxe. Son importance fonctionnelle et ses conséquences utiles ne s'imposent pas avec évidence. On concevrait aussi bien que chaque nerf demeurât du côté même où il nait, que l'œil droit correspondît au cerveau droit et l'œil gauche au cerveau gauche. L'idée d'une complication au moins inutile se présente aussitôt.

Mais les anatomistes ne retiennent pas cette idée ; et s'ils l'apercevaient, ils la trouveraient à coup sûr trop simple, sinon trop simpliste. Tout étant toujours pour le mieux, il s'agit pour eux de découvrir l'utilité de l'entrecroisement.

Tantôt, il est complet et tantôt incomplet. Du moins, bien qu'il n'y ait pas accord entre les différents anatomistes, nous avons toute raison de croire que chez de nombreux Mammifères, dont l'Homme, une partie des fibres de l'œil droit

(1) L. Vialleton, *op. cit.*

va directement au cerveau droit, tandis que l'autre partie, traversant la ligne médiane, va au cerveau gauche et inversement (fig. 47). Chez les Oiseaux et les autres Vertébrés la décussation serait totale.

D'une décussation incomplète, il résulte que toute lésion

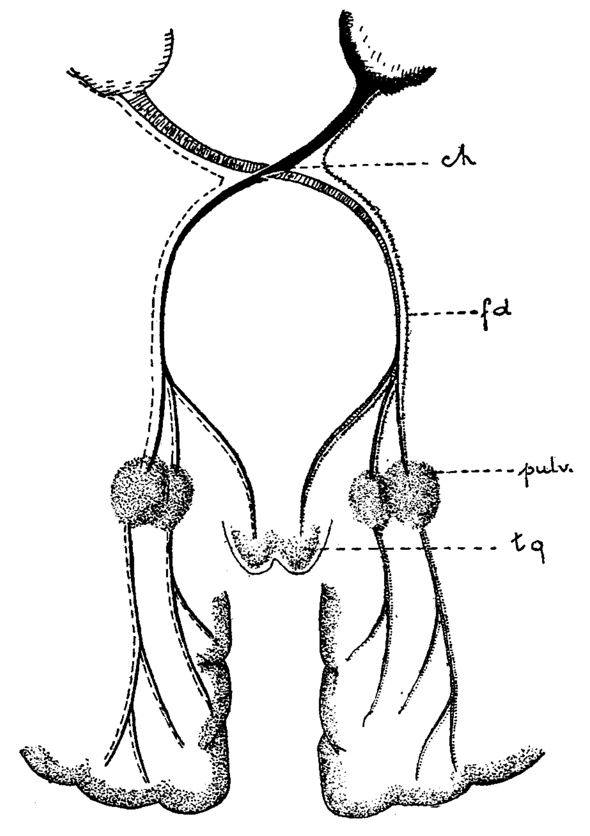


Fig. 47. — Chiasma des nerfs optiques : ch. Chiasma; fd. Fibres directes; pulv. Pulvinar; tq. Tubercules quadrijumeaux.

portant sur le nerf optique entre le chiasma et le cerveau touche les deux yeux. Cette conséquence ne procure avantage ni inconvénient et ne peut servir à expliquer l'entrecroisement. L'utilité ou l'avantage résideraient-ils alors dans le fonctionnement synergique des deux yeux et de leurs

annexes ? R. y Cajal, l'éminent histologiste espagnol, pense qu'il faut distinguer entre les animaux qui ont des yeux latéraux et ceux qui ont des yeux frontaux. Chez les premiers, la décussation complète réaliserait les conditions de vision les meilleures, car chaque centre n'est en relation qu'avec une rétine; chez les seconds, la décussation incomplète réaliserait également les conditions les meilleures, puisque les images des deux rétines viennent se superposer sur le même centre. Gulden avait précédemment exposé la même idée, au moins en ce qui concerne l'entrecroisement incomplet.

On se rend aisément compte que cette explication n'est que la répétition des faits en un langage défectueux. Lorsque les yeux sont latéraux et l'entrecroisement total, chaque œil perçoit une image différente et ces images ne se superposent point; inversement, lorsque les yeux sont frontaux et l'entrecroisement partiel, chaque œil perçoit une partie de ce que perçoit l'autre et les deux images se superposent partiellement. Or, dans la première éventualité, que les fibres optiques de droite passent à gauche et vice-versa, ou que les fibres de droite demeurent à droite et celles de gauche à gauche, le même résultat sera forcément obtenu et l'entrecroisement ne signifie rien, au point de vue fonctionnel. Dans la seconde éventualité, pour que les deux images se superposent, encore faudrait-il que les deux moitiés du nerf optique, la directe et la croisée, fussent égales: elles ne le sont pas. Michel l'a fait observer dès 1887, et l'objection tombe sous le sens. Il faudrait encore que les deux images d'un point de l'espace vinssent se joindre sur les parties de la rétine aboutissant au même centre, et cette condition n'est guère réalisée que dans le cas où les rayons lumineux frappent la *fovea centralis*. A cet égard, les traités de physiologie humaine donnent des constructions géométriques (fig. 48) arrangées de manière que les « points correspondants » des deux rétines appartiennent aux deux moitiés du même côté, en dehors et en dedans de la *fovea*. Mais ces constructions supposent que les deux yeux sont atteints d'un strabisme convergent très marqué ou que les objets sont situés très latéralement par rapport à l'œil. En fait, quand les deux yeux regardent directement un objet, leurs axes longitudinaux sont très

sensiblement parallèles ; dans ces conditions, les images sont projetées sur un point de la région centrale de la rétine et toutes deux correspondent alors soit aux fibres directes, soit

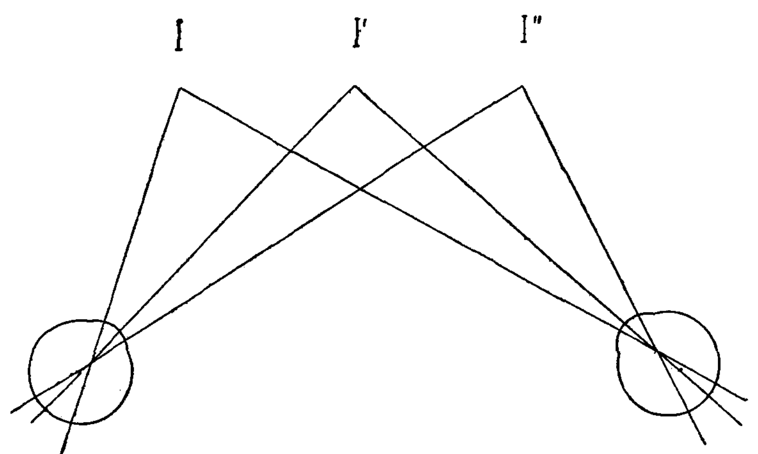


Fig. 48. — Convergence excessive des deux yeux, qui permet de démontrer la production des images sur des points correspondants, i. i' i'', positions diverses de l'objet, d'après ARTHUS.

aux fibres croisées. Tout se passe, en somme, comme si le chiasma était toujours complet ; par suite, nous retombons sur la même objection: qu'importe le chiasma, puisque chaque œil correspond à un seul centre.

En poussant plus loin l'analyse, et en examinant des dispositions anatomiques comparables, le fait qu'elles sont une complication inutile s'affirme. A supposer que le chiasma optique ait pour effet d'amener la synergie des mouverments des deux yeux, encore faudrait-il que les fibres des nerfs moteurs fussent elles-mêmes incomplètement entrecroisées et de telle manière que les muscles synergiques reçoivent des fibres d'un même centre. Bien des physiologistes font cette hypothèse et l'expriment par un schéma tout à fait explicite (fig. 49). Mais le schéma est faux. Le nerf moteur oculaire commun a bien des fibres directes et des fibres croisées, néanmoins l'entrecroisement ne correspond pas au schéma. Ce nerf, en effet, provient de sept noyaux, et le faisceau des fibres qui se dégage de chacun d'eux aboutit exclusive-

ment à l'un des muscles oculaires du même côté; seul, le faisceau qui se dégage de l'un de ces noyaux renferme des fibres issues du noyau symétrique. Dans ces conditions, la synergie serait établie pour un seul muscle. Quant au nerf pathétique, qui aboutit au muscle grand oblique, il s'entrecroise *complètement*, de sorte que chaque muscle ne reçoit

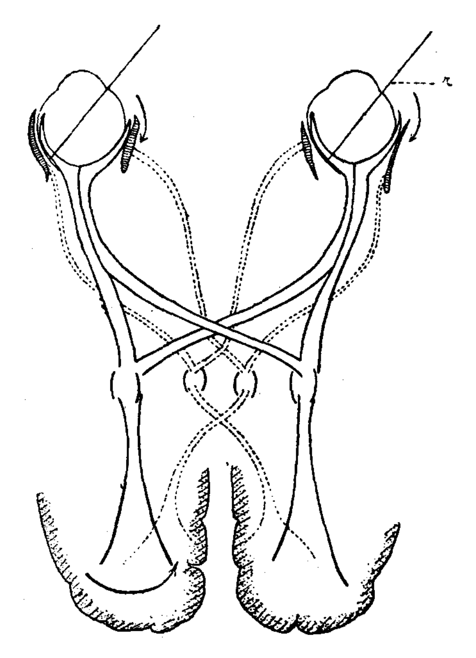


Fig. 49. — Figure montrant les relations des nerfs optiques avec les nerfs moteurs oculaires, r. rayon figuré comme s'il pouvait passer à la limite de la cornée et de la sclérotique.

des fibres que d'un seul côté; le résultat serait exactement le même s'il n'y avait pas décussation. Enfin, le muscle moteur oculaire externe renferme quelques fibres entrecroisées qui ne suffisent évidemment pas à établir une synergie véritable.

Or, de toute évidence, la synergie existe et sans aucune exception; elle existe même entre des muscles qui n'ont en commun aucune fibre nerveuse, comme le droit interne d'un côté et le droit externe de l'autre; elle existe aussi pour les deux grands obliques, innervés par le pathétique. Tous ces

nerfs sont donc unis par un lien étroit, aussi bien les nerfs moteurs entre eux, que ceux-ci avec le nerf optique; mais ce lien ne dépend pas de la décussation, ni de la façon dont elle s'opère. S'hypnotisant sur le chiasma, anatomistes et physiologistes oublient trop que le système nerveux est un lacis inextricable de cellules et de fibres, et que ce lacis forme un ensemble indivisible. Les noyaux d'origine des nerfs moteurs, les noyaux où aboutissent les nerfs sensitifs, ne sont pas des amas circonscrits et rigoureusement délimités; les noyaux symétriques échangent des fibres qui établissent entre eux des liaisons étroites et constantes. Que le chiasma optique soit ou non une décussation complète, la dépendance réciproque des deux rétines n'en serait pas moins assurée par les relations qui existent entre les fibres centrales. Au niveau du corps genouillé, au niveau des couches optiques, des tubercules quadrijumeaux, au niveau même des lobes occipitaux existent, en nombre, des fibres d'association.

Ces relations centrales déterminent le fonctionnement synergique des appareils beaucoup plus sûrement que des fibres à trajet compliqué, et d'autant mieux que la complication du trajet n'aboutit pas souvent à une disposition différente de celle que donnerait un trajet simple, ainsi qu'il arrive pour le pathétique. Au surplus, n'attacherions-nous pas à la synergie une importance excessive ? Parce qu'elle existe, s'ensuit-il qu'elle soit indispensable ? Quand il s'agit de l'œil et de la vision binoculaire, nous concevons toute une série d'avantages et nous supposons que si chaque œil ne voyait pas exactement la même chose, si les images ne se superposaient pas, un objet nous paraîtrait double. Evidemment, un objet nous paraît simple et chaque œil, pourtant, n'en perçoit pas nécessairement les mêmes points ; les images se superposent pour une part, elles se complètent pour une autre part et forment, finalement, un tout. Or, ce résultat dépend, à coup sûr, autant d'un processus cérébral que d'un mode d'excitation périphérique.

Et s'il en était autrement ? Eh bien ! nous y trouverions aussi des avantages ; chaque œil percevrait séparément l'image d'objets distincts, les objets simples seraient également vus simples et, avec d'excellents arguments, nous démontrerions que telle est bien la meilleure disposition

possible. Rien ne le prouve, cependant ; Rochon-Duvigneaud fait très justement remarquer que si la vision binoculaire procure l'appréciation de la distance et du relief, il n'en faut pas conclure que la vision latérale des Oiseaux ne la procure pas également ; elle est simplement réalisée par un autre mécanisme (1). Et quiconque a longuement observé des animaux variés sait bien que l'appréciation des distances et du relief n'est pas nécessairement et exclusivement d'ordre visuel.

D'ailleurs, dès que nous envisageons un organe des sens autre que l'œil, nous cessons d'attribuer la moindre importance à des dispositions tout à fait analogues. Les voies centrales des nerfs acoustiques se superposent exactement aux voies optiques. Sans doute, les nerfs eux-mêmes ne s'entrecroisent pas, mais, des noyaux bulbaires auxquels ils aboutissent, des fibres directes, et d'autres entrecroisées, partent vers l'encéphale. Or, la situation latérale des oreilles ne « nécessite » évidemment aucune synergie ; en fait, chaque oreille perçoit un son distinct, tout comme chaque main touche un objet différent ; il ne s'établit aucune confusion entre les sons perçus ou les objets touchés en dépit du fonctionnement simultané. De même, les fibres du glosso-pharyngien s'entrecroisent très vraisemblablement, et l'on connaît des voies commissurales olfactives. Pourtant, l'utilité de pareilles dispositions pour le goût et l'odorat ne saurait être soutenue, puisque l'un s'exerce par deux surfaces contiguës, qui se rejoignent sur la ligne médiane de la langue, et que la contiguïté des deux surfaces olfactives en fait aussi une surface commune. Au surplus, le fonctionnement du goût et de l'odorat ne se complique nullement de l'unité ou de la dualité de perception d'un seul objet, ni davantage de mouvements musculaires.

Les mêmes considérations, reposant sur des faits analogues, s'appliquent nécessairement à l'entrecroisement des nerfs rachidiens moteurs et sensitifs. Les premiers possèdent des fibres directes et des fibres croisées ; les seconds ne possèdent que des fibres croisées. Pour tous, existent des fibres commis-

(1) Rochon-Duvigneaud, La vision et l'œil de l'Homme du point de vue de l'Anatomie et de la Physiologie comparées. *Bull. et Mém. Soc. Anth.* Paris, 1920.

surales longues et courtes reliant tous les étages de la moelle et les parties de chaque étage. C'est, au demeurant, une disposition très générale de tout le système nerveux des Vertébrés, et même extérieure au système nerveux: Wintrebert a montré que le tégument de divers Batraciens conduit les excitations indépendamment des nerfs. Or, à un certain moment, cette conduction est normalement diffuse, l'excitation passe dans toutes les directions ; elle peut rester du côté même de l'excitation dans certaines conditions (1).

Mais il n'en faut pas conclure que ce mode de fonctionnement soit en quelque mesure indispensable, ni qu'il y ait un rapport de cause à effet entre l'établissement du chiasma optique et les autres entrecroisements. C'est pourtant l'opinion à laquelle se range Vialleton. « L'entrecroisement des fibres optiques étant une condition indispensable de la vision correcte a dû exister dès le début, et il a entraîné la formation des décussations tant motrices que sensitives observées dans le centre nerveux. Le croisement des voies optiques provoqua celui des voies motrices cérébrales et cérébelleuses, afin d'avoir une réaction du même côté que l'excitation périphérique. Il en arriva autant pour les voies centrales tactiles, acoustiques et tactiles musculaires qui se croisent pour que leurs stations cérébrales ou centrales représentatives d'une même moitié de l'espace correspondent avec les stations visuelles du même côté (2) ». L'idée préconçue pèse ici de tout son poids ; mais elle ne fait ressortir qu'une série d'hypothèses, sans le moindre fondement. Quiconque s'en tient à l'observation rigoureuse des faits anatomiques et physiologiques ne constate aucune de ces « adaptations » successives des parties à des nécessités imaginaires de vision « correcte » ; il constate une extrême complication de fibres associées en tous sens et d'où ne résulte vraiment aucun avantage.

Toutes choses égales, ce trajet croisé des fibres nerveuses n'a pas plus d'utilité ni plus d'importance fonctionnelle que

---

(1) P. Wintrebert. *a)* Sur l'existence d'une irritabilité excito-motrice, primitive, indépendante des voies nerveuses, chez les embryons ciliés des Batraciens. *Soc. de Biol.*, 1904. *b)* La conduction aneurale de l'ectoderme chez les embryons d'Amphibiens, *C. R. Acad. Sc.*, 1920.

(2) L. Vialleton, *op. cit.*, p. 337

le changement de situation relative des faisceaux du liber et du bois primaires, en passant de la racine à la tige. Tandis que, dans la racine, les faisceaux libériens alternent avec les faisceaux ligneux, les deux groupes sont réunis dans la tige en un faisceau unique (fig. 50). La réunion ne provient pas

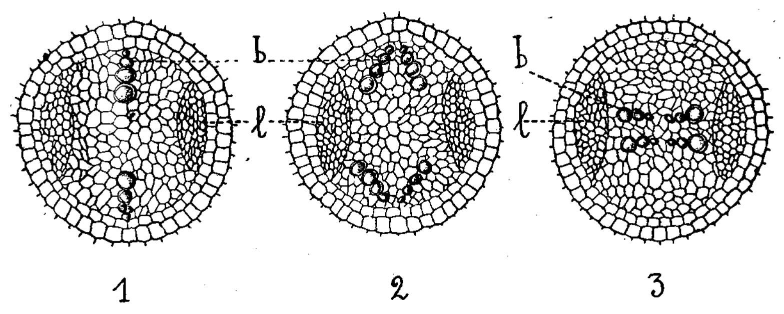


Fig. 50. — Passage des faisceaux libéro-ligneux de la racine à la tige. Coupes transversales. 1. Racine, 2. zône intermédiaire, 3. tige. B. bois, L. liber.

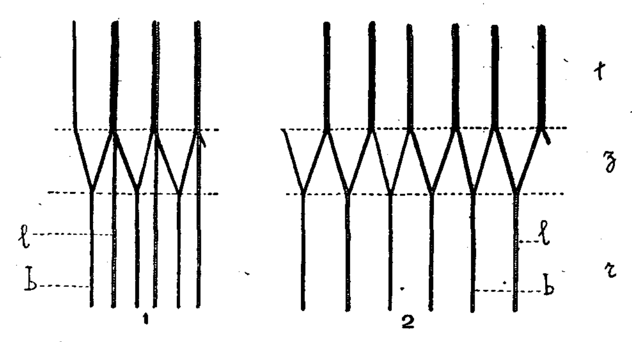


Fig. 51. — Trajet des faisceaux libéro-ligneux de la racine à la tige. I. Cas du dédoublement des faisceaux ligneux seuls. II. Cas du dédoublement simultané des faisceaux ligneux et libériens. r. racine, z. zône intermédiaire, t. tige, b. bois, l. liber, d'après CHODAT.

d'un simple déplacement des uns ou des autres, mais du dédoublement des faisceaux ligneux: à la partie supérieure de la racine, dans cette zone que les botanistes nomment *l'axe hypocotyle*, chaque faisceau du bois se partage en deux; l'une des moitiés va se placer en dedans du faisceau libérien le plus voisin où elle rencontre la moitié du faisceau ligneux du côté opposé, après avoir subi une torsion de

180° (fig. 51). Dans certains cas, le dédoublement porte, à la fois, sur les faisceaux ligneux et les faisceaux libériens ; les parties dédoublées s'accolent deux à deux, de sorte que la tige renferme un nombre de faisceaux double de celui que renferme la racine (Capucine, Courge, Erable, Haricot). Ou bien encore le dédoublement et le déplacement ne portent que sur les faisceaux libériens, les faisceaux ligneux effectuant sur place une rotation de 180° (Luzerne et plusieurs autres Papilionacés).

Diverses autres particularités pourraient être relevées, touchant, par exemple, la place relative du bois et du liber. Elles n'ajouteraient rien à ce fait que le dédoublement, le déplacement, la torsion, quelle que soit la manière dont ils s'effectuent, n'ont aucune répercussion physiologique utile. Que les vaisseaux du bois alternent avec ceux du liber ou forment un cordon commun, la circulation de la sève n'en sera pas facilitée, son contenu n'en sera pas modifié. Peut-être l'inflexion que décrivent les faisceaux déplacés et tordus ferait-elle en quelque mesure obstacle au libre passage des liquides bruts ou élaborés ; peut-être n'en résulte-t-il aucune gêne. Mais toute autre disposition aboutirait au même résultat — et tout autre résultat serait également compatible avec l'existence.

Sans doute, cette dernière affirmation ne saurait être démontrée en ce qui concerne le système nerveux ou les faisceaux libéro-ligneux ; elle s'impose, néanmoins, au bon sens, comme l'évidence même. Son évidence ressort, au surplus, de la comparaison d'autres appareils ou d'autres fonctionnements. Quand nous suivons la série des temps de la digestion chez les Mammifères, nous ne manquons pas de noter la parfaite « adaptation » de leur enchaînement. La mastication réduit les aliments en pulpe fine et « prépare » leur imprégnation par les sucs digestifs. De ceux-ci, les uns commencent la dislocation de la molécule albuminoïde dans l'estomac, les autres la poursuivent et la complètent, aboutissant à la molécule relativement simple d'acide aminé. Il semble, assurément, que l'action des ferments ne s'exercerait pas avec la même facilité sur des fragments volumineux, que la trituration, nécessaire en toute occurrence, doit précé-

der l'action chimique. Pourtant, quand nous examinons les Oiseaux, nous constatons une modification importante de la succession des temps. Les aliments, parfois à peine écrasés par le bec, tombent directement dans le jabot; là, ils ne subissent aucune trituration, ils sont simplement imprégnés

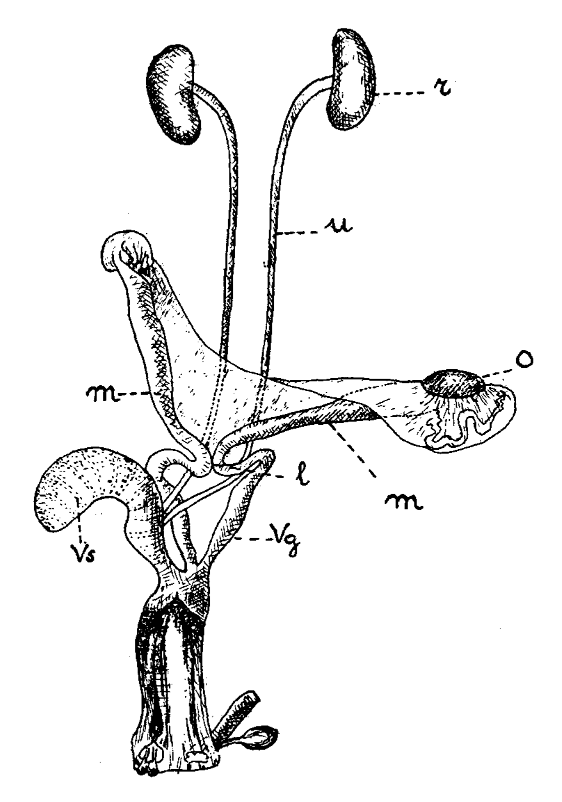


Fig. 52. — Appareil génito-urinaire des marsupiaux femelles (*Didelphys*). r. rein, ar. artère, o. ovaire, m. utérus, vg. vagin, vs. vessie. l. limite de l'utérus et du vagin.

d'une abondante sécrétion glandulaire. Sucs et aliments passent ensuite dans le gésier, organe musculeux, à surface interne fort épaisse et qui a pour effet principal de broyer et de réduire en pulpe les aliments. L'action chimique précède donc la trituration, au moins en partie. Néanmoins, le résultat

ne paraît pas plus mauvais; les deux dispositions inverses semblent s'équivaloir. — Par contre, chez les Serpents, tout change. La trituration disparaît entièrement; l'animal avale sa proie sans mastication ni broyage d'aucune sorte, et l'attaque par les sucs digestifs ne peut se faire qu'une fois la putréfaction assez avancée. En conséquence, la transformation des proies en substances assimilables s'effectue lentement, péniblement; dès lors, il n'échappe pas que ce procédé, consistant à laisser pourrir l'aliment dans l'estomac, n'est pas exempt de dangers à divers points de vue. Sans doute, ce mode de fonctionnement reste compatible avec l'existence en dépit de son imperfection; sans doute, la digestion s'effectue tout de même; mais elle provoque une torpeur souvent prolongée, elle entraîne une production excessive de toxines diverses, sans procurer aucun avantage compensateur.

Nous n'en avons pas moins trois procédés distincts, dont l'un essentiellement différent des autres, qui aboutissent finalement tous trois à des résultats analogues. Deux d'entre eux n'entraînent aucun inconvénient majeur, bien qu'ils n'aillent pas sans complications inutiles ; le troisième implique de graves imperfections qui montrent, une fois de plus, que toutes dispositions, tout fonctionnement compatibles avec l'existence ne sont pas forcément les meilleurs possibles.

Un autre exemple, non moins significatif, est fourni par la formation d'un vagin impair chez les Marsupiaux, auquel j'ai fait précédemment allusion (1). Ici, la complète inutilité s'allie à une évidente nocivité. On sait que chez les Mammifères, l'utérus et le vagin résultent de la fusion plus ou moins complète des deux canaux de Müller qui apparaissent de bonne heure au cours de la vie embryonnaire; l'uretère et la vessie se forment d'une manière indépendante. Chez tous les Mammifères, utérus et vagin sont nettement séparés des voies urinaires; le développement de l'embryon s'effectue dans l'utérus, le fœtus expulsé passe directement et naturellement dans le vagin. Or, divers Marsupiaux présentent une

(1) V. p. 25.

étrange modification. Chez *Didelphys* (fig. 52), les deux canaux de Müller, tout à fait indépendants, forment deux utérus et deux vagins. La limite entre utérus et vagin est marquée par une flexion symétrique des deux canaux qui se rapprochent et se placent parallèlement, tout en demeurant

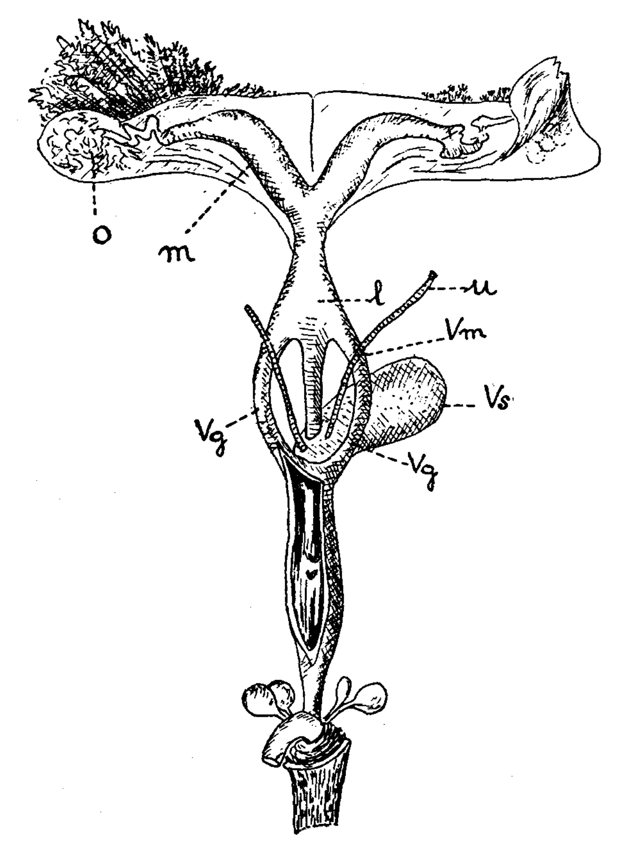


Fig. 53. — Appareil génito-urinaire des marsupiaux femelles (*Phascolomys*). a. artère, o. ovaire, m. utérus, vg. vagin, vs. vessie. l. limite de l'utérus et du vagin, vm. cul-de-sac médian du vagin surplombant la vessie.

indépendants. Chez les *Phascolomys*, chez *Phalangista*, les deux utérus se fusionnent au point de contact et sur une petite étendue ; en ce point, se forme une poche allongée, en

cul-de-sac, qui se place entre les deux vagins (fig. 53). Fonctionnellement, cette poche de *Phascolomys* et de *Phalangista* ne correspond à rien ; mais, chez d'autres Marsupiaux, elle devient la voie d'évacuation normale du fœtus. L'axe du cul-de-sac, en effet, se trouve dans la direction de la vessie, tout au moins du sinus urogénital, dans lequel s'ouvrent à la fois les vagins vrais et la vessie. La distance qui sépare l'extrémité du cul-de-sac est de 3 à 4 centimètres, chez *Peromelus*, par exemple ; néanmoins, au moment de la parturition, les deux conduits se raccordent, un canal transitoire se forme, par lequel passe le fœtus. Chez *Halmaturus*, chez *Macropus*, le canal existe d'une façon permanente.

Ainsi, définitif ou temporaire, un vagin impair et médian se substitue aux vagins latéraux. Faut-il insister sur la complète inutilité de cette substitution ? La parturition ne s'effectue certainement ni mieux, ni plus mal; malgré l'apparence, la voie n'est pas plus directe. Par contre, la substitution entraîne des risques nouveaux, que font naître le passage du fœtus à travers la vessie et l'établissement entre deux organes de relations temporaires. Celles-ci impliquent toujours quelques incertitudes et favorisent les accidents. Ces dispositions ne sauraient donc passer pour les meilleures possibles; elles n'ont aucun rapport nécessaire avec le mode de reproduction des Marsupiaux considérés, ni avec leur genre de vie.

Cet examen d'une particularité de la reproduction et de la gestation tourne l'esprit vers la question même de la reproduction et, d'une manière plus générale, vers la sexualité. Depuis Darwin, les naturalistes voient en elle une différenciation extrêmement utile aux organismes vivants. Le mélange de deux sarcodes distincts favoriserait la multiplication; les descendants d'organismes à fécondation croisée seraient plus nombreux et plus vigoureux que les descendants d'organismes à autofécondation. Cette idée a paru recevoir confirmation du fait que, pendant longtemps, les expérimentateurs ne savaient empêcher les Infusoires de subir des « crises » périodiques de conjugaison dans leurs cultures. On en a conclu, un peu hâtivement, que l'immense majorité des Protozoaires aurait depuis longtemps disparu sans cette

conjugaison (1). Mais la périodicité du phénomène, dans les conditions expérimentales données, n'implique nullement que la persistance des Protozoaires en dépende; elle signifie simplement que, dans ces conditions, les échanges des Protozoaires parcourent un cycle. Les cultures de Paramécies, de *Stylonychia* et autres Infusoires, faites dans d'autres conditions, montrent nettement que les générations agames peuvent se succéder indéfiniment (2). De même, elles peuvent se succéder indéfiniment pour des organismes anatomiquement très complexes, Rotifères et Arthropodes.

Du reste, la sexualité s'explique mal, d'un point de vue utilitaire, quand les éléments qui se fusionnent proviennent d'une même cellule initiale et appartiennent au même individu. C'est le cas d'un très grand nombre d'hermaphrodites, et notamment des plantes. La plupart des Papilionacés, toutes les fleurs cléistogames, subissent l'autofécondation et l'on ne conçoit vraiment pas quel avantage cette fécondation possède sur la reproduction agame par spores, œufs parthénogénétiques ou bourgeons pluricellulaires. Ce dernier mode, de beaucoup le plus simple, suffit dans un grand nombre de cas. Toutes les plantes à stolon, diverses plantes à bulbilles, ne se reproduisent pas autrement et aucun signe ne fait ressortir qu'elles en éprouvent un inconvénient quelconque. Chez divers Ails (*Allium vineale, A. oleraceum, A. spherocephalum*), des bulbilles se forment sur le réceptacle, au lieu et place des fleurs. La substitution complète est très fréquente, sinon constante, pour *A. vineale*, et l'espèce ni les individus ne s'en portent plus mal. De toute évidence, cette multiplication par bulbilles équivaut exactement à une autofécondation et ses résultats obligent à dire que le croisement ne produit aucun effet vraiment utile: les organismes hermaphrodites et à autofécondation persistent intégralement. A supposer, d'ailleurs, que la fécondation croisée détermine, chez les plantes, l'augmentation de la taille ou quelqu'autre modification, elle n'a aucune valeur véritable. Il suffit d'une seule autofécondation, provoquée par la pluie ou tout autre accident, pour tout ramener aux dispositions moyennes:

---

(1) A. Brachet. *Les Facteurs de l'Ontogenèse*, Paris, Doin 1917, p. 46.
(2) Etienne Rabaud, *Eléments de Biologie générale*, p. 17 et sq.

l'effet produit ne persiste pas (1), et cette constatation enlève décidément toute valeur générale à la fécondation croisée.

Dès lors, quelle signification donnerons-nous à la dioïcité ? Darwin la considère comme avantageuse, précisément parce que les organismes unisexués sont soumis au croisement obligatoire. Mais les mêmes faits et les mêmes objections se chargent de réduire cette assertion à sa juste valeur. De même que la multiplication agame indéfinie permet de nier l'utilité de la fécondation croisée des plantes hermaphrodites, de même l'existence de cette multiplication agame, l'existence d'organismes hermaphrodites à autofécondation, permet de nier l'importance de la séparation des sexes sur des individus distincts. Bien mieux, cette séparation entraîne un certain nombre d'inconvénients. Quand elle porte sur des organismes libres, la rencontre des mâles et des femelles reste toujours possible dans un très grand nombre de cas ; mais quand elle porte sur des organismes fixés, la conjonction des gamètes mâles et femelles se trouve à la merci des contingences. Il faut que les courants d'eau ou d'air aient une force suffisante, aillent dans une direction convenable ou bien que, dans le cas particulier des plantes, les Insectes transportent le pollen d'une fleur sur une autre. Si l'on songe que, souvent, les deux sexes vivent à des distances considérables, on est conduit à constater la gêne qu'apporte avec elle la séparation des sexes.

Les mêmes difficultés existent aussi, d'ailleurs, pour les hermaphrodites. D'une manière assez générale, les naturalistes pensent que l'hermaphrodisme est une « adaptation » de la sexualité à la vie fixée. Cette opinion repose sur une connaissance très incomplète des faits. S'il y a des organismes fixés hermaphrodites, il y en a au moins autant qui ne le sont pas: les Mollusques lamellibranches, la moitié des Bryozoaires, la majorité des Actinies et une bonne partie des Polypiers. Souvent, d'ailleurs, l'hermaphrodisme n'est qu'une expression morphologique sans réalité fonctionnelle: chez divers Gastéropodes, chez les Lombrics, dont les gamètes mâles et femelles sont mûrs simultanément, l'autofécondation

(1) G. Bonnier : *Les Nectaires*. Etude critique, anatomique et physiologique. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 1879.

est impossible, et ces animaux s'accouplent. Bien mieux, tous les animaux bisexués ne sont pas forcément hermaphrodites, en ce sens que les éléments mâles et les éléments femelles se développent successivement; le même individu ne renferme jamais que des spermatozoïdes ou des ovules. Un fait expérimental, donne tout leur relief à ces données d'observation, en montrant que l'hermaphrodisme n'est nullement une adaptation morphologique et ne dépend pas d'un certain mode d'activité. Ferronnière (1) a constaté qu'un Ver, *Protodilus schneideri*, unisexué dans l'eau de mer normale, devient hermaphrodite dans l'eau sursalée: or, les échanges seuls entrent ici en compte et nullement des raisons de vie libre ou fixée.

En conséquence, l'apparition de la sexualité n'apporte avec elle aucun avantage. Quand elle est effective, c'est-à-dire quand les sexes sont répartis sur les individus distincts, elle a pour principal effet de créer des obstacles à la fécondation. Quand elle n'est pas effective, quand, les deux sexes existant sur le même individu, celui-ci se reproduit par autofécondation, la sexualité n'est qu'une complication inutile, et l'agamie, sous une forme quelconque, processus beaucoup plus simple à tous égards, aboutit exactement au même résultat.

Depuis longtemps, sans doute, ces remarques, évidentes par elles-mêmes, auraient frappé l'esprit des observateurs s'ils n'avaient subi l'influence de la doctrine régnante, de l'idée préconçue que toute disposition, que tout fonctionnement sont les meilleurs possibles et qu'il en faut découvrir les avantages en dépit de la vraisemblance.

C'est ainsi que la plupart des naturalistes, à la suite de Darwin et d'Hermann Müller ont été amenés à concevoir comme appartenant au même enchaînement de causes et d'effets, d'une part l'établissement de la sexualité chez les plantes, l'hermaphrodisme du plus grand nombre, la dioïcité des autres, et d'autre part l' « adaptation » des Insectes aux fleurs. A la difficulté créée d'un côté, une nature prévoyante apporterait un correctif immédiat. Certes, la combinaison

(1) Ferronnière. Op. cit.

manque de simplicité, et l'on envisagerait volontiers une solution plus directe du problème, — dans la mesure où le problème existe. On l'envisagerait d'autant plus volontiers qu'une analyse attentive ne parvient pas toujours à découvrir où se trouve l'avantage de la séparation des sexes en général, — et chez les végétaux en particulier, — ni surtout en quoi consiste la prétendue adaptation des Insectes aux fleurs.

L' « adaptation » serait double, car, d'un côté les fleurs auraient acquis — ou reçu en don — les qualités nécessaires pour attirer les Insectes, d'un autre côté ceux-ci auraient parfois subi des modifications utiles au transport du pollen. La question mérite examen.

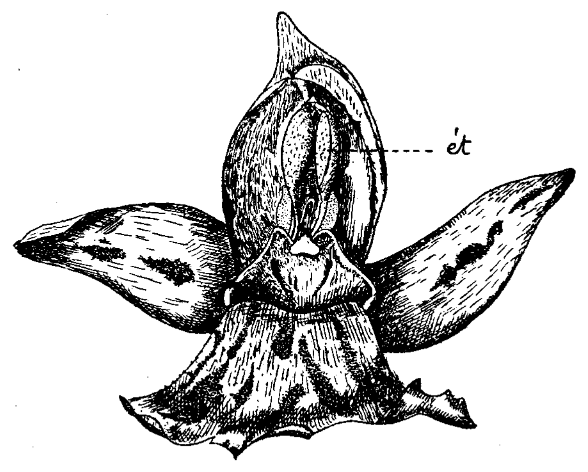


Fig. 54. — Fleur d'Orchidée; *ét.* étamine.

Les Orchidées, les Asclépiadées, les Yuccas, les Sauges, les Primevères, les Salicaires fournissent les faits essentiels de la « démonstration ». Sans les Insectes, dit-on, quelques-unes de ces plantes resteraient stériles et les autres subiraient une autofécondation désavantageuse. Or, toute leur organisation concourt à utiliser les Insectes, afin d'assurer la fécondation croisée: l'adaptation ne ferait donc aucun doute.

Imagine-t-on rien de plus remarquable que l'organisation de la fleur des Orchidées ? (fig. 54). Elle n'a qu'une seule étamine dont le pollen s'agglomère en masses compactes —

les pollinies — au lieu de se résoudre en une poussière de grains, comme dans le plus grand nombre des plantes. De plus, la pollinie tombant difficilement sur le stigmate, la fécondation directe ne peut guère se produire. Les chances de stérilité, et par suite de disparition, s'accumulent donc pour la même plante. Mais voici que la constitution de l'étamine lève toutes les difficultés: l'étamine se compose de deux pollinies dont chacune, portée sur un pédicule grêle (caudicule), est fichée dans un petit corps visqueux (rétinacle), enveloppé lui-même par une mince membrane formant sac (bursicule). L'appareil tout entier, adossé au sépale dorsal, surplombe le nectaire. Quand un Insecte (Diptère ou Hyménoptère) allonge sa trompe vers celui-ci, il heurte le bursicule qui éclate; le rétinacle libéré se colle alors, avec sa pollinie, sur une partie quelconque de la face: en se retirant, l'Insecte

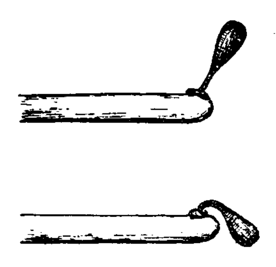


Fig. 55. — Etamines d'orchidées fixées sur un stylet par simple contact, d'après J. PÉREZ.

emporte avec lui la pollinie: elle ne tarde pas à être solidement fixée par suite de la dessiccation du rétinacle; bien mieux tout d'abord dressée, la pollinie s'infléchit en se desséchant et son axe devient perpendiculaire à la face de l'Insecte (fig. 55). De cette manière, quand ce dernier pénètre dans une autre fleur, la pollinie vient nécessairement heurter les stigmates, sur lesquels se répandent les grains de pollen.

La disposition des Asclépiadées n'est pas moins remarquable (fig. 56). Ces plantes possèdent 5 étamines dont le pollen est également agglutiné en pollinies; les étamines entourent un stigmate prismatique et aplati au sommet; les pollinies se rattachent deux à deux à un rétinacle fixé sur le bord supérieur de la colonne stigmatique. Des cornets

nectarifères, eux aussi rattachés à la colonne, sont placés en dessous. Tout Insecte que le nectaire attire se pose forcément sur le plateau du stigmate, s'accroche à un ou plusieurs rétinacles et, finalement, emporte la pollinie, — qu'il vient déposer sur une autre fleur.

Les fleurs de Sauge présentent un autre aspect du même

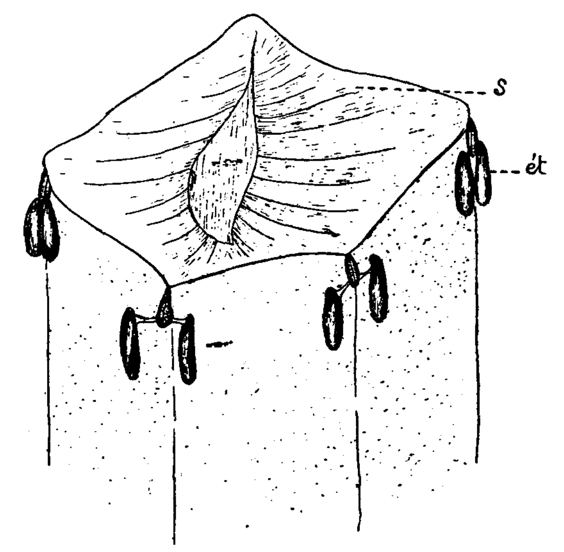


Fig. 56. — Stigmate et étamines d'Asclépiadée. S. stigmate, é. étamines.

phénomène (fig. 57). Chez elles, la fécondation croisée s'imposerait parce que, les étamines et les pistils n'étant pas développés simultanément, l'autofécondation ne peut avoir lieu. Ces fleurs n'ont que deux étamines, caractérisées par la disposition des loges de l'anthère. Au lieu d'être adossées, comme il arrive communément, ces deux loges sont situées aux deux extrémités d'une sorte d'arc fixé, vers son tiers inférieur, sur le sommet du filet, et de telle sorte qu'une loge soit en bas et en avant, l'autre en haut et en arrière. La première, de dimensions réduites, parfois abortive, renferme peu ou point de pollen; la seconde en renferme une grande quantité. Tout Insecte qui pénètre dans la fleur bute contre les petites loges, l'arc bascule et les

grosses loges viennent frapper l'animal, le saupoudrant de pollen.

Enfin, les fleurs *hétérostylées* présentent une « adaptation » d'un autre genre à la fécondation croisée. Les Primevères ont des fleurs à longs styles et d'autres à styles courts; les

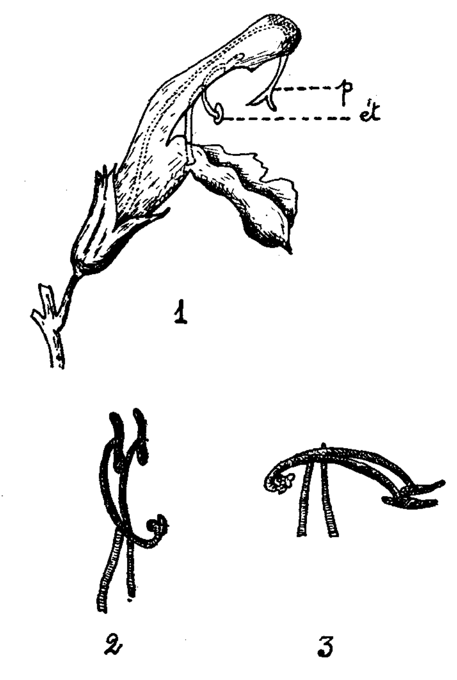


Fig. 57. — Fleur de Sauge. 1. Fleur entière montrant la position relative des étamines (et) et du pistil (p). 2. Etamines en position normale. 3. Etamines refoulées et basculant sur leur axe.

Salicaires ont des fleurs à styles longs, d'autres à styles moyens, et d'autres encore à styles courts. Darwin admet que cette disposition inverse assure la fécondation croisée par l'intermédiaire des Insectes; et J. Pérez (1) affirme que les dimensions des étamines sont « calculées de telle façon que les Insectes ne puissent communiquer le pollen de l'une des formes qu'à la forme opposée ».

(1) J. Pérez, *Les Abeilles*.

Les faits pourraient être multipliés, tous aussi précis, tout aussi minutieusement analysés en partant de l'idée préconçue. De même, on montrerait que les Insectes, les Hyménoptères surtout, ont progressivement amélioré leur procédé de récolte du pollen par l'acquisition de dispositions diverses. Et certainement, présentés ainsi isolément, tous ces faits frappent vivement l'imagination. Pour en apprécier la valeur propre et en comprendre la signification générale, il importe donc de ne pas s'en tenir à un genre d' « explication » qui n'est, au fond, qu'une description admirative; il importe de replacer les faits dans la réalité.

Tout d'abord, les nectaires ne sont nullement une « adaptation » des plantes aux Insectes, une disposition qui entraîne ceux-ci à pénétrer dans les fleurs et à se charger du pollen. Gaston Bonnier (1) fait très justement remarquer que, fréquemment, les nectaires sont en dehors des fleurs ; ce sont des tissus dans lesquels s'accumule le sucre résultant du métabolisme de la plante. Que, par surcroît, ils attirent les Insectes, nous le constatons ; mais cette attraction n'a rien à voir ni avec la genèse, ni avec le développement, ni avec la persistance des nectaires; ceux-ci ne font pas partie de cette « richesse inouïe d'inventions (2) » qui « assurent » la fécondation. Et quant aux autres « inventions », quelques faits précis les remettent à leur place exacte.

Montrer que l'Insecte transporte du pollen d'une plante sur un autre n'est, en effet, qu'un à côté de la question. Il faut examiner, en outre et surtout, si, faisant cela, l'Insecte n'est pas strictement mû par une attraction invincible et s'il n'en résulte pas, parfois, pour lui comme pour la plante, des conséquences fâcheuses.

Or, le « remarquable » dispositif qui « assure » la fécondation des Asclépiadées constitue, pour les Insectes, un piège si dangereux que ces plantes ont mérité le nom de *plantes cruelles* ou *plantes souricières*. Des observations précises faites par Giard et Houssay (3) montrent que divers Diptères, des Microlépidoptères sont pris par la trompe et demeurent

(1) G. Bonnier. Op. cit.
(2) J. Pérez. Op. cit.
(3) A. Giard et F. Houssay. Fécondation de *Vincetoxicum officinale* par les Insectes. *Ann. Soc. ent. Fr.* 1893, p. CCXXIII.

fixés dans le sillon visqueux des rétinacles. L'animal meurt sur place; mais avant de mourir il se débat et détériore la fleur, qui se fane. Sur 1.500 fleurs de *Vincetoxicum officinale* examinées par Giard et Houssay, cinq seulement ont fructifié: chaque fleur peut capturer 5 à 6 Insectes. Les Asclépiadées exotiques capturent aussi, et en grand nombre, les Insectes qui butinent. J. Kunckel d'Herculais a tout particulièrement étudié *Araujia sericofera*, Asclépiadée de l'Amérique du Sud, et a pu constater que cette plante retient, non seulement des Insectes de petite et de moyenne taille, mais aussi des Sphingides volumineux et puissants, tel que *Pholus labruscæ* dont l'envergure mesure près de 12 centimètres (1). En dépit de leur force et de leurs mouvements violents, ces Papillons ne parviennent pas à se dégager; ils finissent par périr d'inanition. Antérieurement, d'ailleurs, Eug. Simon avait observé la capture de gros Sphinx, d'Abeilles, de Phalènes par une *Araujia* du Cap (2). Et tout récemment Ricôme constate la capture de Sphinx et d'Abeilles en grand nombre par une *Araujia* grimpante exotique (3). Ce n'est pas tout ; suivant Kunckel d'Herculais, le Papillon peut se dégager quand la fleur sur laquelle il se pose touche à sa maturité: mais c'est à ce moment qu'elle attire le moins les Insectes, et que les visites sont le moins fréquentes.

Ainsi, l' « adaptation » de la plante à la fécondation par les Insectes semble au moins problématique dans le cas des Asclépiadées. Nos doutes s'accentueront quand nous apprendrons que bien d'autres plantes jouent le même rôle de plantes-piège. De Romand (4), puis Lelièvre (5) ont constaté qu'une Œnothère (*Œ. speciosa*) retient les Papillons qui plongent leur trompe au fond du calice, et ces Insectes ne sont pas de volume négligeable, ce sont des Sphinx, *Macroglossa stellatarum* et *Deilephila elpenor*. Divers auteurs,

---

(1) J. Kunckel d'Herculais. Rapport des Insectes, notamment des Lépidoptères avec les fleurs des Asclépiadées. *C. R. Acad. Sc.*, 1909.

(2) Eug. Simon. Plantes insectivores. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 1893.

(3) Ricôme. Une plante dangereuse pour les Insectes qui en assurent la pollinisation. *Soc. de biol.*, 1919.

(4) De Romand. Note sur le Sphinx de la vigne. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 1850.

(5) Ern. Lelièvre. Fleurs-piège. *Feuilles des jeunes naturalistes*, 1874, p. 136.

depuis, ont revu les mêmes faits: les Insectes capturés, sans excepter les gros Sphinx, meurent sur place.

J. Kunckel d'Herculais a également observé la capture d'Insectes par des Zingibéracées (*Hedychum*) et a remarqué que les captifs un peu volumineux volent, tournoient, se débattent et, par suite, mutilent à coup d'ailes, non seulement la fleur qui les retient, mais aussi les fleurs voisines ; il se demande alors ce que devient « dans ces conditions, le rôle que les Lépidoptères sont censés jouer dans la fécondation directe ou croisée des fleurs d'*Hedychum* (1) ».

Au surplus, la liste des fleurs-piège est assez longue. A. Giard, en 1893, comptait 13 espèces appartenant à 7 familles (2). Il faut, aujourd'hui, en ajouter un certain nombre. La liste, d'ailleurs, ne comprendrait pas seulement des fleurs, mais d'autres parties de la plante. C'est ainsi que les crochets qui terminent les bractées de la Bardane (*Lappa communis*) retiennent souvent les Insectes attirés par les fleurs de la plante. O. P. Cambridge (3) apporte, à cet égard, des observations incontestables, que j'ai pu confirmer (4). Les crochets font prise sur une partie quelconque du corps de l'Insecte, parfois sur le thorax, parfois sur les fémurs. Enfin, j'ai observé, à diverses reprises, des Insectes empêtrés dans les bractées ou même sur les feuilles pubescentes et visqueuses d'une Composée, *Picris hieracioïdes*.

En présence de ces faits, les auteurs parlent « d'adaptation imparfaite ». Imparfaite, assurément, et son imperfection conduit tout droit à la conclusion que voici. Dans un grand nombre de cas, le transport de pollen que les animaux effectuent ne répond à aucune utilité véritable ; il n'y répond même pas pour diverses Orchidées, susceptibles d'autofécondation, *Ophrys apifera* entre autres. Les plantes se reproduiraient aussi bien sans cette intervention. Dans d'autres cas, les plantes ont une disposition anatomique ou un fonctionnement tels que la fécondation croisée est impos-

---

(1) J. Kunckel d'Herculais. Rapports des insectes Lépidoptères avec les fleurs des Zingibéracées. *C. R. Acad. Sc.*, 1910.

(2) A. Giard. Au sujet des fleurs-piège. *Feuille des jeunes nat.*, 1893.

(3) O. P. Cambridge. Moths Caught in the blossoms of the Burdack. *The entomologist*, 1879.

(4) Et. Rabaud. Papillon capturé par une fleur. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1913.

sible ; tout Insecte qui vient se trouve pris et dans l'impossibilité de se dégager. Certaines plantes, enfin, ne semblent persister que grâce à l'intervention des Insectes. Avant de parler d' « adaptation », en ce qui les concerne, avant d'affirmer que leurs dispositions morphologiques sont en rapport nécessaire avec la visite des Insectes, il faut examiner l'ensemble des faits. Or, les dispositions qui caractérisent ces plantes sont, avant tout, des dispositions extraordinairement compliquées ; tout semble accumulé pour s'opposer à la fécondation, non seulement la position relative des étamines et des pistils, particulièrement remarquable chez les Asclépiadées, mais encore cette agglutination des grains de pollen en pollinie. L'avantage de pareilles dispositions n'est pas précisément évident : il aurait suffi, pour empêcher l'autofécondation, de supprimer l'hermaphrodisme.

Dès lors, si on envisage ces dispositions sans idée préconçue, sans affirmer à priori qu'elles découlent d'une « adaptation morphologique » ou d'une « sélection », on arrive à penser qu'elles sont, simplement, des modifications dues à l'action d'influences externes, indépendamment de l'avantage que l'organisme en pourrait retirer. On conçoit fort bien que, soumises à ces influences, les plantes aient continué de vivre, les échanges nouveaux étant durables. Mais, quoique physiologiquement adaptées au milieu nouveau, elles n'en subissent pas moins, quant à la constitution anatomique de leurs fleurs, une modification impropre à la reproduction. Et si celle-ci a lieu quelquefois, c'est que des Insectes, attirés par ces fleurs *comme par toutes les autres*, se posent sur elles et plongent leur trompe vers les nectaires. Mais la structure anatomique de ces plantes est telle que ce détour lui-même ne réussit que dans un nombre limité de cas ; souvent l'Insecte qui se pose ne repart plus et meurt sur place, détruit la fleur qui le retient, ainsi que les voisines. Et, en définitive, les conditions qui s'opposent à l'autofécondation s'opposent également à toute fécondation. Loin d'être une « adaptation » du végétal aux Insectes, ces structures compliquées multiplient les difficultés et font que la fécondation est, pour elles, une pure question de chance. Elle n'a lieu que si l'Insecte se pose sur une première fleur sans être pris et va se poser ensuite, toujours sans être pris, sur une fleur de

même espèce : la statistique de Giard et Houssay montre que les chances sont parfois infiniment réduites. Ces prétendues « adaptations » ne sont, en somme, que des dispositions morphologiques compliquées, mais quelconques, sans aucun rapport de concordance avec les « besoins » de l'organisme. Résultats d'un certain système d'échanges en fonction de conditions données, elles sont presque franchement nuisibles à la plante. Et quant aux Insectes, leur absence d' « adaptation » aux plantes ressort avec la dernière évidence. Par chance, il arrive qu'un Insecte rend la fécondation possible pour l'une de ces plantes réalisant un système anatomo-physiologique impropre par lui-même à la fécondation : il ne faut point transformer cette chance en une relation de cause à effet.

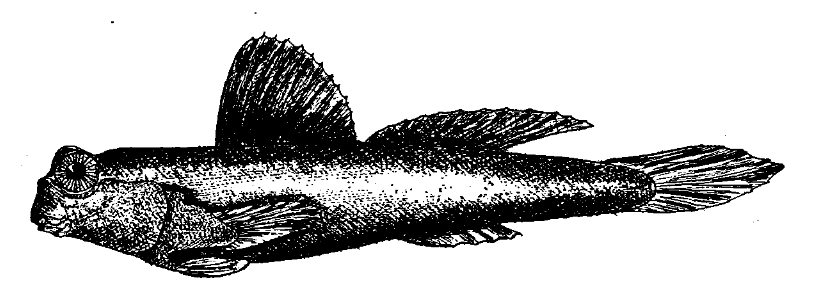


Fig. 58. — *Perophtalmus.*

Examinons maintenant un autre genre d' « adaptation », non moins classique et non moins remarquable. Alors que la presque totalité des Poissons vit exclusivement dans l'eau, quelques-uns, en petit nombre, sortent de l'eau, se déplacent à sec sur le sol et vont plus ou moins loin. *Anabas scandens*, et *Osphromenus* (Gourami), deux Labyrintidés, *Periophtalmus kolreuteri*, un Gobiidé, grimperaient même sur les Palétuviers ; un autre, un *Silure* du genre *Clarias* change de mares ; même, il irait manger des graines dans les champs. En présence de ces faits surprenants, les naturalistes ont admis, sans discussion, une adaptation morphologique spéciale à la vie terrestre et, guidés par un raisonnement très simple, ils n'ont pas manqué de le trouver: hors de l'eau, le mode respiratoire du Poisson change entièrement ou risque

de changer, car les branchies, qui absorbent l'air dissous, ne sauraient absorber l'air en nature, tout au moins l'air sec, l'épithélium branchial devenant imperméable en se desséchant ; tout Poisson qui sort de l'eau doit donc posséder un appareil de respiration aérienne, ou une disposition particulière qui permette aux branchies d'absorber l'air ; il faut encore qu'il possède des moyens de translation sur la terre ferme.

Sur ce second point, l'examen des Périophtalmes (fig. 58) et des *Clarias* donne toute satisfaction. Les nageoires pecto-

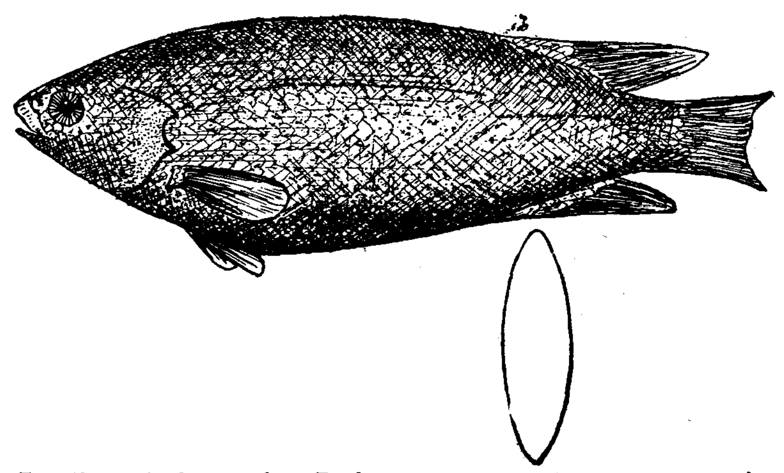


Fig. 59. — *Anabas scandens.* En dessous, contours de la section transversale.

rales des Périophtalmes sont assez développées et assez fortes pour faire office de pattes, pattes peu mobiles, mais néanmoins susceptibles d'aider à la progression ; de plus, les nageoires ventrales, unies sur la ligne médiane, peuvent contribuer à soulever le corps. Quant à *Clarias*, sa forme très allongée permet des mouvements de reptation, grâce auxquels il peut avancer assez vite. Sont-ce là des « adaptations morphologiques » spéciales ? en aucune manière. Les dispositions des Périopthalmes ne diffèrent pas sensiblement de celles des autres Gobiidés ; tous ont des nageoires ventrales réunies sur la ligne médiane et leurs nageoires pectorales sont, généralement, très développées ; tous, néanmoins, demeurent constam-

ment dans l'eau. — De même, la forme allongée des *Clarias* appartient à d'autres Poissons, tels que les Congres, qui n'abandonnent jamais l'eau. L'idée d'adaptation morphologique à la progression sur le sol ne peut donc naître qu'en l'absence de tout examen comparatif. Celui-ci prouve que les Périophtalmes, entraînés hors de l'eau par une influence déterminée, se déplacent par les moyens qui leur servent dans l'eau. — Mais l'idée d'adaptation ne peut même pas ressortir de l'examen, si superficiel soit-il, d'*Anabas scandens*. Dès l'abord, à voir ce Poisson si fortement déprimé (fig. 59), dont la face ventrale forme une véritable arête, pourvu de nageoires pectorales extrêmement réduites, on en vient à

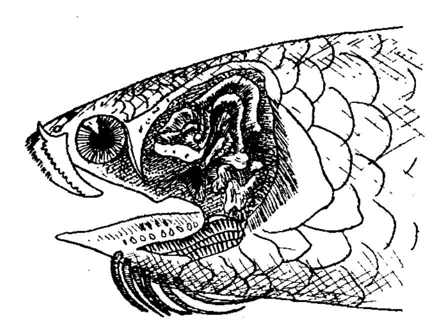


Fig. 60. — Chambre respiratoire d'*Anabas*.

considérer son comportement comme un paradoxe vivant: et cependant, *Anabas scandens* grimperait sur certains arbres en s'aidant de ses nageoires, ainsi que de ses opercules garnis d'épines! Rien, en tout cas, dans sa conformation, ne facilite ce mode d'existence; tout, au contraire, lui fait plutôt *obstacle: la conformation*, comparée au mode d'existence, est ici le contraire de l'adaptation morphologique; tout démontre l'utilisation de dispositions vraiment quelconques relativement au mode d'activité de l'organisme.

Touchant l'adaptation respiratoire, l'examen des Anabantidés et des Périophtalmes montre des dispositions qui concordent, en apparence, avec le séjour à l'air libre, et tous les Traités les donnent comme des exemples remarquables d'adaptation. Les os pharyngiens des Anabantidés (fig. 60)

forment une dépression en forme de poche; ils sont découpés en lamelles aux contours divers et tapissés par un abondant réseau vasculaire. Ces dispositions ne permettraient-elles pas à l'animal de maintenir une certaine quantité d'eau ou d'air humide au contact d'une surface respiratoire surajoutée aux banchies et indépendante d'elles ? C'est l'opinion courante. Mais une analyse détaillée fait apercevoir tout l'arbitraire de cette opinion: comment cette réserve d'eau ou d'air humide, peu considérable, suffirait-elle à assurer la respiration pendant plusieurs heures sans se renouveler ? Or, non seulement on n'aperçoit pas la possibilité de ce renouvellement, mais encore on remarque que cette réserve d'eau ou d'humidité ne dure que si les opercules demeurent clos: or, le Poisson utilise ses opercules comme appareil locomoteur au cours de ses déplacements sur terre; il les écarte donc et provoque l'écoulement de sa réserve.

On en peut penser autant des Périophtalmes. Ceux-ci conserveraient, également, une certaine quantité d'eau ou d'air humide, sans réservoir spécial, simplement grâce à l'extrême étroitesse de l'orifice operculaire. Mais la question du renouvellement de l'eau ou de l'air humide reste entière et ce renouvellement paraît d'autant plus nécessaire que la quantité en « réserve » semble tout spécialement petite. Quant aux *Clarias*, ils ne possèdent aucune disposition dont on aperçoive le rapport étroit avec un séjour prolongé à l'air libre. Et, dans l'ensemble, les prétendues adaptations respiratoires ne jouent probablement pas le rôle que les naturalistes leur attribuent.

Enfin, les naturalistes font ressortir la situation spéciale des yeux des Périophtalmes: ces yeux sont frontaux, très voisins l'un de l'autre, et cette situation favoriserait la vision à l'air libre. Pour réduire cette interprétation à sa juste valeur, il suffit de constater, d'une part que la situation frontale des yeux caractérise les Gobiidés en général, d'autre part que les Anabantidés ont des yeux latéraux, tout comme les Perches dont ils sont morphologiquement très voisins.

Au demeurant, rien dans la morphologie ne traduit clairement le mode de vie de ces Poissons « terrestres »; morphologiquement parlant, on ne saurait parler, à leur propos, d'adaptations spéciales. Les Poissons sont attirés hors de l'eau

comme divers animaux terrestres sont attirés vers l'eau; l'intérêt consisterait surtout à savoir ce qui les entraîne à venir sur le rivage et à y séjourner. On ne peut sérieusement s'arrêter à une question de régime alimentaire, car si ces Poissons capturent quelques proies sur la terre ferme, ils en captureraient autant dans l'eau. Constatons le fait, et constatons aussi qu'une fois à l'air libre, leur conformation reste exactement la même, leurs nageoires ne changent pas, leur appareil respiratoire non plus, ni aucun de leurs divers organes. Que les échanges continuent pendant un certain temps, et que ces Poissons survivent, on n'en peut douter; mais les échanges ne dureraient pas longtemps et le nouveau milieu deviendrait rapidement nuisible: venus à l'air libre sans modifications capables de faciliter ce genre de vie, et le genre de vie n'en ayant produit aucune, il faut qu'ils regagnent l'eau assez vite, car l'innocuité relative du milieu a des limites fort étroites. Il faut ajouter que beaucoup de Poissons supportent sans mourir une émersion prolongée, surtout à l'air humide; seulement rien ne les attire spécialement hors de l'eau: et c'est dans cette attraction que réside le fait essentiel; les considérations morphologiques sont, en l'occurrence, tout à fait secondaires.

Outre les Anabantidés et les Périophtalmes, d'autres Poissons sortent de l'eau, dont le comportement n'a donné naissance à aucune interprétation utilitaire. Les Poissons-volants (*Exocœtus evolans*, *exiliens*, *rondeletti*) font des bonds à l'air libre et parcourent parfois des distances relativement longues. Leurs nageoires font office de surface portante et leur queue joue le rôle d'appareil propulseur en frappant l'eau fortement ; ils ne volent donc pas, ils planent. Mais ils ne peuvent le faire que si le vent souffle et s'ils sautent vent debout. En l'absence de vent ou vent arrière, leurs bonds sont sans effets ; posés sur le sol, ils se débattent comme un Poisson quelconque. Ici non plus il ne s'agit nullement d'adaptation spéciale ; les trajets aériens des Exocètes n'ont aucun intérêt.

Au demeurant, toutes ces « adaptations » de Poissons aériens sont uniquement des vues de l'esprit qui ne supportent guère, on le voit, une analyse un peu serrée. Et seule s'impose la conclusion que le comportement de ces Poissons

à période de vie aérienne terrestre, sans leur procurer aucun avantage, les met à la merci des moindres incidents, et leur deviendrait ainsi franchement nuisible.

Envisageons maintenant les divers « perfectionnements » que l'on se plaît à décrire dans les dispositions de l'appareil vasculaire des divers animaux. L'organisation de tous les êtres vivants comprend un liquide intérieur, et ce liquide est mis en mouvement d'une manière plus ou moins active par des procédés variés: la pression osmotique, l'imbibition chez les plantes; les contractions musculaires ou les mouvements ciliaires chez les animaux. Quant à ces derniers, la diversité la plus grande existe touchant les parties contractiles, aussi bien que le mode de canalisation du liquide circulant, et cette diversité ne correspond, en principe, à aucune manière de vivre spéciale. Toujours, en effet, et en toutes circonstances, l'appareil circulatoire parfait sera celui qui assurera la meilleure répartition de l'oxygène et des matériaux absorbés. Forcément, toutes les dispositions ne réalisent pas cette répartition de la même manière: quelques-unes ne sont notoirement pas suffisantes; d'autres, infiniment trop compliquées, trop « perfectionnées », entraînent des inconvénients graves.

Il semble bien que la disposition la plus simple soit encore la meilleure; c'est celle qui caractérise un certain nombre d'Invertébrés, les Dentales parmi les Mollusques, les Rotifères, les Nématodes, qui ne possèdent ni appareil respiratoire, ni appareil circulatoire spéciaux. Le liquide interne, endigué dans des lacunes conjonctives, est mis en mouvement par les contractions des diverses parties du corps, et l'oxygène pénètre à travers le tégument. La vie de ces organismes n'est pas particulièrement précaire; ils se meuvent, les Rotifères notamment, avec une extrême rapidité qui témoigne d'une nutrition active.

Partout ailleurs existent des organes contractiles et des vaisseaux, ceux-ci formant ou non un réseau complet. Mais il s'en faut que ces dispositions concordent d'un animal à l'autre; bien au contraire. Toutes les possibilités semblent réalisées quant à la forme, au nombre, à la situation, au fonctionnement des organes contractiles. Et quant à la consti-

tution des canaux qui renferment le liquide intérieur, on reconnaît trois possibilités: simples lacunes, sans paroi propre; réseau complet de vaisseaux formant un système clos; réseau partiel de vaisseaux débouchant dans les lacunes. Chacune des trois existe, avec tous ses intermédiaires imaginables.

Sans aucun doute, parmi toutes ces dispositions, les unes sont plus favorables que les autres; du moins, les unes assurent une répartition plus égale et plus régulière des matériaux que les autres; toutes sont au moins suffisantes, puisque les animaux vivent et se perpétuent. Dans un certain nombre de cas, les mauvaises conditions de la circulation, plus exactement l'inutilité de telle ou telle disposition, paraissent évidentes. Les Tuniciers réalisent un paradoxe: le cœur se contracte de telle manière que l'onde commence à l'une de ses extrémités et gagne progressivement l'autre, chassant ainsi le sang dans une certaine direction; après quelques contractions dans un sens, le cœur s'arrête, puis les contractions reprennent là où elles viennent de s'arrêter et se propagent en sens inverse, chassant le sang devant elles. Si l'on ajoute que le sang circule dans des lacunes profondes, que toute respiration cutanée est notoirement impossible, on se demande comment les échanges gazeux s'effectuent d'une manière satisfaisante. Ce rythme contractile semble plus fâcheux qu'utile et les naturalistes renoncent, jusqu'ici, à lui découvrir le moindre avantage.

Il est clair que l'appareil vasculaire idéal doit faire passer périodiquement le sang au contact de l'air et, périodiquement, au contact des tissus. Une onde contractile partant toujours du même point et se propageant toujours dans la même direction détermine un circuit régulier. Or, deux groupes d'animaux seulement possèdent cet appareil circulatoire idéal, dans lequel le sang parcourt un trajet simple et tourne tout le temps dans le même sens: les Mollusques et les Poissons (fig. 61). Le cœur des premiers est un cœur artériel, qui chasse et répand dans l'organisme le sang venant des branchies ; le cœur des seconds est un cœur veineux, qui chasse et répand dans les branchies le sang venant des diverses régions du corps. Bien que la direction du courant soit exactement inverse, le résultat

obtenu est très sensiblement le même; le fait que les Mollusques — certains Céphalopodes exceptés — n'ont pas un réseau vasculaire clos n'apporte aucune différence appréciable; physiologiquement la disposition réalise évidemment les conditions les meilleures.

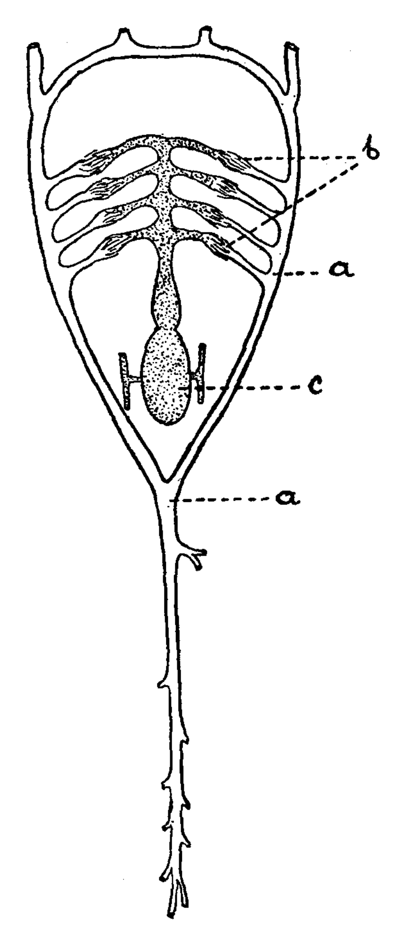


Fig. 61. — Circulation des Poissons. Les vaisseaux veineux sont en pointillé, les artères en clair. a. aorte, b. réseau des branchies, c. cœur.

Anatomiquement, les appareils ne sont pas tout à fait simples, ils ne sont donc pas les meilleurs. Le cœur des

Mollusques possède généralement deux oreillettes — et 4 chez les Nautiles — qui reçoivent du sang de même nature et se déversent dans un ventricule unique. Cette complication n'ajoute rien au fonctionnement du cœur ; elle peut d'ailleurs manquer, ou presque, sans que la circulation en soit modifiée : les Gastéropodes prosobranches monotocardes n'ont qu'une seule oreillette à parois minces, peu fournie de fibres musculaires ; la même disposition suffirait certainement en toutes circonstances ; elle suffit, au reste, pour les Poissons.

Cette inutile complication mise à part, l'appareil cardio-vasculaire des Mollusques et des Poissons répartit certainement le sang de la meilleure manière. Toute modification qui surviendra compliquera sans améliorer. Ce sont pourtant des complications que l'on observe chez tous les Vertébrés, hormis les Poissons, complications qualifiées de perfectionnements, et qui, sans aucun doute possible, constituent exactement le contraire. Ces complications surviennent au moment où la respiration pulmonaire se substitue à la respiration branchiale. Et ici, parler de substitution, n'est pas une vaine hypothèse phylogénique ; nous assistons à la substitution en suivant les métamorphoses des Batraciens. Ceux-ci respirent d'abord au moyen de branchies, puis au moyen de poumons ; corrélativement, la circulation se transforme. Mais cette transformation s'accompagne d'une complication doublée d'une imperfection. Le cœur de la larve ne reçoit que le sang qui vient de traverser les tissus du corps, il chasse tout ce sang dans les branchies où s'effectue l'oxygénation. Tout le corps est donc irrigué par du sang artériel, ce qui réalise les conditions de nutrition les meilleures. Lorsque les branchies disparaissent, l'oreillette se divise en deux cavités secondaires, dont l'une reçoit le sang veineux qui revient des divers organes et l'autre le sang artériel qui revient des poumons ; ces deux sangs se mélangent dans le ventricule qui, par suite, chasse dans le corps un liquide incomplètement oxygéné. Bien mieux, chez les Urodèles, l'oreillette est incomplètement cloisonnée, de sorte que le sang artériel et le sang veineux s'y mélangent d'emblée.

La substitution des poumons aux branchies n'impliquait sûrement pas l'établissement de cette double circulation, et moins encore cette imperfection notoire de la nutrition

générale. On conçoit fort bien un réseau pulmonaire comparable au réseau branchial, recevant tout le sang qui arrive au cœur et le déversant directement dans les tissus. Le cœur des plus gros Poissons suffit à cette circulation, le cœur des Batraciens y suffirait certainement aussi.

Au surplus, les conditions ne sont pas meilleures, ni les dispositions plus rationnelles chez les Reptiles (fig. 62). Si leurs oreillettes sont complètement séparées (1), les ven-

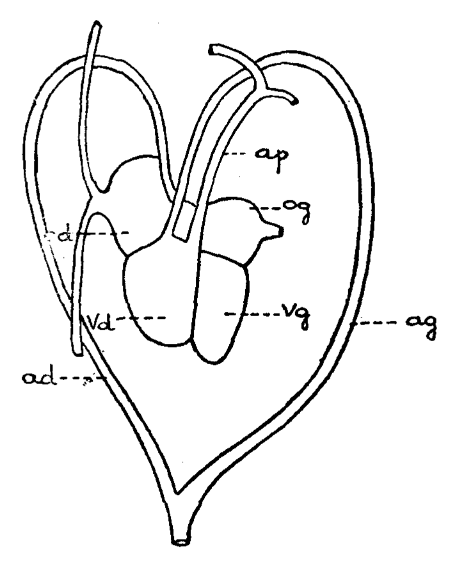


Fig. 62. — Circulation des Reptiles. Od. og. oreillettes droite et gauche, vd. vg. ventricules droit et gauche, ad. ag. aortes droite et gauche.

tricules ne le sont pas; de plus, ils possèdent deux crosses aortiques dont l'une s'ouvre vers la droite et l'autre vers la gauche, de sorte que le sang veineux qui vient de l'oreillette droite passe aussi bien dans ces artères que dans l'artère pulmonaire; en outre, les deux aortes, accolées, communiquent par un orifice percé dans leur paroi commune: tout semble organisé pour que les tissus reçoivent le moins d'oxygène possible. Et cette impression s'impose avec force quand on examine le cœur des Crocodiliens. Ce cœur est

(1) La cloison est parfois percée (Serpents) de pertuis étroits.

très exactement divisé en 4 cavités complètement distinctes ; normalement, aucune communication n'existe ni entre les oreillettes, ni entre les ventricules. Néanmoins, le sang artériel se mélange en grande partie au sang veineux et l'oxygénation du corps n'est guère meilleure. En effet, au lieu d'enfermer dans une cavité l'orifice de l'artère pulmonaire et dans l'autre cavité les orifices des deux aortes, la cloison qui partage le ventricule en deux cavités passe entre l'orifice intraventriculaire des deux aortes. Par suite, tandis que l'aorte droite s'ouvre seule dans le ventricule gauche et reçoit exclusivement du sang artériel, l'aorte gauche s'ouvre dans le ventricule droit, en même temps que l'aorte pulmonaire et reçoit exclusivement du sang veineux. Comme les deux aortes se retournent en crosse, convergent et s'anastomosent, une grande partie du corps reçoit un sang mélangé ; aucun organe, d'ailleurs, ne reçoit du sang artériel pur, car le mélange s'effectue déjà au niveau du cœur, grâce à l'orifice qui fait communiquer les deux aortes dès leur origine (pertuis de Panizza). La cloison interventriculaire produit donc l'effet absurde d'une précaution inutile.

Les anatomistes, toutefois, ne se résolvent pas à considérer ces complications paradoxales comme des imperfections capables de nuire ; ils emploient la plus grande subtilité à découvrir leurs avantages, à les présenter comme de « remarquables adaptations morphologiques » ; ils font observer que, seule, la crosse aortique droite donne les vaisseaux qui irriguent la partie antérieure du corps et, notamment, l'encéphale. Ce fait leur fournit un argument inattendu, dont tout l'intérêt consiste à montrer la force de l'illusion qui pousse à chercher, et à trouver, des « avantages » ou des « adaptations », au mépris de la vraisemblance et du bon sens. Sabatier explique que, grâce à cette disposition, les organes « les plus délicats », tels que le cerveau, reçoivent le sang oxygéné car, même chez les Reptiles à ventricule non cloisonné, le sang artériel venant de l'oreillette gauche passe en grande partie dans l'orifice de l'aorte droite (1). En outre, l'aorte gauche jouerait un rôle très important chez des animaux soumis à des arrêts très prolongés de respiration. C'est,

(1) A. Sabatier. Etudes sur le cœur dans la série des Vertébrés, 1873.

dit Vialleton commentant et approuvant Sabatier, « une voie de décharge qui permet d'évacuer le sang noir sans surcharger la partie céphalique du système artériel », et « d'évacuer dans les artères viscérales une partie du sang veineux. Mais de plus, lorsque l'asphyxie se prolonge, une certaine quantité de sang noir en excès dans la partie droite du cœur passe dans la crosse droite et arrive dans le cerveau où elle produit une impression qui pousse l'animal à se soustraire à l'asphyxie dont il souffre (1) ». A coup sûr, l'explication manque de clarté. Dans la mesure où elle a un sens quelconque, elle dénote une méconnaissance grave des données physiologiques élémentaires. De plus, s'il est vrai que le sang veineux excite les centres nerveux, cette excitation ne semble pas nécessaire pour inciter un animal « à se soustraire à l'asphyxie ». Au moment où les artères céphaliques renferment du sang noir, tous les tissus du corps en renferment également: par suite même de l'absence d'air respirable dans les poumons, le sang cesse de prendre de l'oxygène et le cœur ne distribue que du sang veineux. Il en résulte un étouffement marqué, qui suffit à ramener l'animal immergé vers la surface de l'eau. En outre, si quelques Reptiles mènent une vie aquatique et plongent, un grand nombre d'autres mènent une vie terreste et ne sont jamais soumis, normalement, à un danger d'asphyxie. Même, les Crocodiles échappent à l'explication, puisqu'ils ont un ventricule cloisonné et que le sang veineux ne peut parvenir au ventricule gauche que si le sang tout entier est dépourvu d'oxygène, c'est-à-dire quand la vie est tout à fait compromise.

Enfin, l'argument des « organes délicats » ne manque pas de saveur. Considérer l'encéphale comme plus « délicat » que le foie, l'estomac, le rein ou tout autre organe, relève du plus pur arbitraire. Même, au sens physiologique, le cerveau du Serpent n'est pas plus « délicat » que sa moelle ; tous deux sont des centres d'égale importance et devraient, du point de vue que nous examinons, recevoir également du sang artériel pur. Au surplus, le métabolisme en général implique une quantité suffisante d'oxygène dans tous les tissus. A

(1) L. Vialleton. Op. cit.

supposer d'ailleurs le résultat exact, le chemin qui y mène ne laisse pas que d'être fort inutilement compliqué. Chez les Oiseaux et les Mammifères, dont un certain nombre plongent et courent des risques d'asphyxie, aucune disposition comparable, aucune « voie de décharge » n'existe: et ceci juge cela.

N'en concluons pas que le cœur des Oiseaux et celui des Mammifères réalise un perfectionnement en comparaison de celui des Poissons. Sans doute, les sangs des deux circulations ne se mélangent en aucune manière ; toute la partie gauche du cœur répand dans les organes un sang strictement artériel, et toute la partie droite chasse dans les poumons du sang entièrement dépouillé d'oxygène. Cette complication n'en reste pas moins inutile; elle multiplie les vaisseaux, elle multiplie les occasions d'anomalies, elle rend l'organisme délicat et plus sujet aux accidents. Pour ce qui concerne tout spécialement l'Homme, il convient de remarquer combien son appareil cardio-vasculaire concorde mal avec la station debout. Manifestement, le cœur à quatre cavités, la double circulation, les contractions musculaires ne donnent pas au sang une impulsion suffisante. De bonne heure, chez un grand nombre d'individus, le sang veineux ne remonte qu'avec difficulté des parties inférieures du corps et la paroi des veines ne résiste pas toujours à la pression.

Ainsi, de toutes ces dispositions, dont l'extrême complication provoque l'admiration, une seule, la plus simple, réalise les meilleures conditions de nutrition. Toutes les autres n'aboutissent qu'à une circulation imparfaite et, partant, qu'à une nutrition défectueuse. L'appareil circulatoire uniquement composé d'un vaisseau contractile et de lacunes sans paroi fixe serait certainement le plus parfait à tous égards. Les complications qui se produisent engendrent des conséquences paradoxales, et il s'ensuit que ces complications ne répondent ni à une utilité, ni à un avantage pour l'individu. Par rapport à son mode d'existence, elles sont quelconques; par rapport à lui, elles sont parfois fâcheuses.

Deux Batraciens urodèles, *Molge waltii*, (d'Espagne et du Maroc) *Tylotriton andersoni* (des îles Lou-chou) nous mènent

plus près encore peut-être de la nocivité. Ces Tritons ont des côtes très longues et très pointues qui percent la peau et font saillie à l'extérieur. Certains auteurs avouent qu'ils ignorent la signification physiologique d'une pareille disposition ; mais d'autres la considèrent comme un moyen de défense: les côtes piquent la main qui saisit l'animal ! Or, de toute évidence, la blessure occasionnée par les côtes dans la peau du Triton peut entraîner un processus inflammatoire, et l'orifice qui en résulte met la cavité générale en relation avec l'extérieur. Chez les Batraciens les dangers d'infection sont seuls en cause ; la pénétration de l'air n'a aucun effet sur l'appareil respiratoire, puisque l'animal déglutit l'air ; mais si pareil accident se produit chez un Reptile, un Oiseau, un Mammifère, la mort s'ensuit aussitôt. Rien n'empêche qu'il ne se soit produit ; les individus ont alors disparu et nous n'en tenons plus compte ; il peut se produire, du reste, pour d'autres organes que les os ; les canines inférieures du Babiroussa s'allongent démesurément et percent la lèvre supérieure. Il n'en résulte à coup sûr aucun inconvénient sérieux, simplement une gêne ; mais le processus observé chez les Tritons montre d'une manière très expressive le danger qui peut résulter d'une croissance tout à fait excessive, sans relation nécessaire avec un genre de vie donné.

Les conditions d'éclosion des œufs de Cassides accentuent encore la notion de nocivité. Les Cassides pondent sur les feuilles de leurs plantes nourricières et les œufs éclosent quelques jours après. Mais ils n'éclosent que dans la mesure où la feuille qui les porte demeure vivante. Si cette feuille se dessèche, pour une raison ou pour une autre, les œufs meurent irrémédiablement. On voit sans peine tous les accidents capables d'entraîner la mort d'une feuille ; mais l'on ne voit guère l'utilité d'une telle sensibilité des œufs de Cassides ; on en voit au contraire tous les dangers.

Un dernier exemple nous montrera la nocivité presque tout entière. L'existence d'une bouche constitue, en général, une condition fondamentale de la continuation des échanges ; son absence entraîne forcément la mort à bref délai. Suivant toute certitude, parmi les dispositions *anatomiques provoquées* par les incidences externes, la disparition de l'orifice

buccal a dû se produire un certain nombre de fois ; mais étant données ses conséquences, les organismes intéressés n'ont pas survécu.

Supposer qu'un tel événement se soit produit n'est pas une pure hypothèse, car il se produit encore d'une manière plus ou moins complète. Chez divers Insectes myrmécophiles, les Clavigérides, des Cétoines du groupe des Crématoschilides (1), le menton se développe sous forme d'une lame carrée ou d'écusson et s'applique au-devant de la bouche, qu'il obstrue presque complètement. La lame laisse généralement un étroit orifice, mais l'animal est incapable de se nourrir lui-même et mourrait infailliblement si les Fourmis ne lui donnaient à manger. On soutiendra difficilement que l' « adaptation » à la vie dans les fourmilières implique l'inaptitude à se nourrir, et d'autant moins que la présence constante dans ce milieu résulte des conditions d'humidité et de température qui y règnent. Ce sont ces conditions qui ont eu, sur ces organismes, entre autres conséquences, le développement excessif du menton et l'obturation de la bouche. Ceux que nous voyons aujoud'hui bénéficient de l'activité nourricière des Fourmis ; mais cette coïncidence et ce palliatif ne suppriment pas le caractère véritablement nocif de la disposition.

Aucun palliatif n'est alors possible quand l'orifice buccal fait entièrement défaut ; la mort par inanition s'ensuit à brève échéance. Divers Insectes, cependant, bien que dépourvus de bouche, s'accouplent et pondent, dans le bref intervalle de temps qui sépare leur transformation en imago de leur mort. Tel est le cas de plusieurs Papillons entièrement privés de trompe : *Orgyia*, *Ocneria*, *Porthesia*, *Leuconia*, *Dasychira*, *Crateronyx*, *Endromis*, *Aglia*, *Cilix*, *Stauropus*, *Spilosoma* *Aglossa*, etc. : c'est aussi le cas des Phryganes et des Ephémères. Parfois, les pièces buccales, sans faire entièrement défaut, sont rudimentaires et ne permettent nullement à l'animal d'absorber un aliment quelconque, tels divers Bombyciens. Les naturalistes constatent ces faits et ne marquent aucun étonnement. Même, Kunckel d'Herculais

(1) L. Péringuey. Notes sur certaines Cétoines rencontrées dans les fourmilières et termitières. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 1900.

estime que des animaux qui vivent si peu de temps n'ont aucun besoin de bouche. « Ils consacrent tout leur temps à la procréation, aussi leurs pièces buccales ne se sont pas développées ! (1) ». Tout s'arrange ainsi fort bien ; ce qui est, doit être, et nous voilà tout près de l' « adaptation ».

Or, quiconque se dégage de l'idée préconçue et cherche à rompre le cercle, doit convenir que l'absence de tube digestif ou l'impossibilité de s'en servir, loi de constituer un avantage ou un perfectionnement, constitue une imperfection grave et un danger immédiat. Chez les parasites internes dont la nutrition s'effectue par osmose ou imbibition, pareille disposition n'a aucun inconvénient ; chez les animaux libres elle est évidemment nuisible ; ils meurent en quelques heures ou en quelques jours, et les conditions incidentes peuvent activer leur mort. *Saturnia pyri*, par exemple, résiste d'autant moins à l'inanition que l'atmosphère est plus sèche. Dans les cas les moins défavorables, l'Insecte parfait a le temps de s'accoupler et de pondre.

Tout à fait à l'extrême limite de la nocivité se trouvent les larves de Crustacés parasites, les Monstrillides. Au sortir de l'œuf ces larves sont des Nauplius qui nagent librement dans la mer, jusqu'au moment où ils rencontrent un hôte ; ces Nauplius n'ont pas de tube digestif et cette absence, quel que soit le point de vue auquel on se place, ne leur procure aucun avantage, bien au contraire. Incapables, en effet, de se nourrir tant qu'ils ne sont pas fixés sur un hôte, ils meurent d'inanition s'ils restent libres trop longtemps. De plus, ce qui aggrave leur situation, ils ne sont attirés que par des hôtes spéciaux, leur spécificité est très étroite ; l'existence d'une bouche et d'un tube digestif leur permettrait d'attendre, sans leur procurer la moindre gêne. Sans doute, les naturalistes pensent que les femelles pondent leurs œufs au voisinage immédiat des hôtes que les Nauplius infesteront ; mais ce n'est là qu'une simple hyopthèse, dictée par le besoin d'expliquer comment, en dépit d'un déchet considérable, ces organismes existent encore. Et leur persistance ne saurait résulter, en effet, que d'une série de rencontres heureuses. Pour eux, comme pour les Insectes parfaits sans orifice buccal, la

(1) J. Kunckel d'Herculais. *Les Insectes*, de Brehm, t. II. p. 480.

disparition pure et simple ou la persistance tiennent à la possibilité de vivre sans manger pendant un certain laps de temps. Que la rencontre d'un hôte n'ait pas lieu rapidement, que les produits génitaux ne mûrissent pas assez vite, que les influences extérieures accélèrent l'inanition, et la disparition de la bouche devient irrémédiablement nocive.

Tout autre commentaire affaiblirait la force de ces constatations.

CHAPITRE VII

ÉVOLUTION ET FINALITÉ

Tout un ensemble de faits met donc en évidence la véritable valeur des dispositions morphologiques qui caractérisent les organismes. A ces faits d'autres s'ajouteraient aisément, et en grand nombre; quiconque regarde autour de soi ne tarde pas à en apercevoir. Mais, à l'ordinaire, nos regards sont voilés par la longue habitude, contractée dès l'enfance, d'établir un lien de caue à effet entre les conditions d'existence des organismes et leur conformation; l'idée de mettre ce rapport en doute ne nous effleure même pas et, de bonne foi, nous commettons une constante pétition de principes. Dès que nous parvenons à nous libérer de cette habitude, un examen critique dissipe aussitôt l'illusion et dégage la signification profonde des phénomènes.

Nous apercevons alors l'interaction constante et nécessaire des organismes avec le milieu, et les incessantes modifications que subissent les échanges de ces organismes, parce que le milieu ne reste jamais constant. Ses variations se réduisent souvent à de légères oscillations; souvent aussi elles sont importantes. Nous les constatons en observant simplement ce qui se passe autour de nous, puisque les influences cosmiques ne se font, pour ainsi dire, jamais sentir de la même manière; l'apparente régularité des saisons, par exemple, dissimule des changements thermiques, hygrométriques ou autres assez différents d'une année à l'autre, parfois même extrêmement différents. Les constatations stratigraphiques, la comparaison de la dispersion des espèces aux diverses périodes géologiques, nous montrent que des changements de même ordre, et parfois d'une grande intensité, ont eu lieu dans tous les temps. Souvent, lorsque des dépôts superposés

changent d'aspect et de nature, les organismes fossiles changent également, mais de telle manière que les plus récents se rattachent morphologiquement aux plus anciens; et ces relations des formes induisent à penser que les unes descendent des autres. Boussac l'a constaté d'une manière particulièrement nette en ce qui concerne les Mollusques gastéropodes du groupe des Cérithidés: l'apparition des formes nouvelles se produit toujours à la limite des étages et coïncide avec les changements généraux de faune de la région (1).

Que sont alors les variations des organismes ? A s'en tenir aux renseignements paléontologiques, il semblerait que les transformations s'accomplissent toujours d'une façon telle que les organismes persistent; mais toutes les données d'embryologie expérimentale fournissent une indication contraire. Soumis à des influences inaccoutumées, les organismes se transforment souvent, ils ne persistent pas toujours, loin de là, en dépit de leurs transformations. En fait, lorsqu'un animal ou une plante subissent l'influence de conditions nouvelles, le système d'échanges qui en résulte s'établit en fonction de ces conditions et tout à fait indépendamment des conséquences qui vont s'ensuivre. Ce système d'échanges sera ou ne sera pas durable; s'il l'est, la constitution qu'il détermine se traduit fréquemment par une modification morphologique; mais nous venons d'apprendre que cette modification ne facilite nullement la vie dans des conditions nouvelles; elle ne représente pas un moyen de « résistance », une façon de se « mouler » sur les conditions. Par rapport à l'adaptation physiologique, phénomène nécessairement le premier en date, cette modification est absolument quelconque.

Et dès lors, se pose le problème de l'origine des êtres et celui des facteurs de leur évolution, tous deux liés au point de n'en faire qu'un seul. Tel que les naturalistes l'envisagent aujourd'hui, ce problème ne comporte aucune solution satisfaisante. Sur quelques points, cependant, l'accord paraît complet entre eux. Assez généralement ils admettent que

(1) Jean Boussac. Essai sur l'évolution des Cérithidés dans le Mésonummulitique du bassin de Paris, *Annales Hébert*, 1912.

la formation de la matière vivante remonte à une époque extrêmement lointaine, alors que régnaient à la surface du globe des conditions très spéciales de température, d'état hygrométrique, de composition atmosphérique, etc. ; la formation s'est nécessairement effectuée en plusieurs points; mais elle ne s'est pas effectuée dans tous de manière identique, puisque, en dépit d'une similitude générale des conditions, ces conditions différaient forcément, en quelque mesure, suivant les lieux. A cet égard, les naturalistes semblent s'entendre. Tout indique, d'ailleurs, que les choses ont dû se passer ainsi.

Sur la suite des événements l'avis des naturalistes paraît également unanime. Les premières masses sarcodiques formées auraient correspondu aux formes organisées les plus « inférieures », les Protozoaires et les Protophytes; de ces formes primitives se seraient progressivement dégagées des formes « supérieures », grâce à une série de « perfectionnements » ou d' « adaptations » à des conditions diverses. Des êtres unicellulaires, se seraient tout d'abord dégagés les êtres pluricellulaires anatomiquement les plus simples et de ceux-ci, les êtres anatomiquement les plus compliqués, c'est-à-dire « les plus élevés en organisation ».

Pendant assez longtemps, les naturalistes ont admis que cette évolution se déroulait suivant une seule ligne, à partir d'une origine unique; ils admettent plutôt, maintenant, une évolution à ramifications et origines multiples. Mais ils s'attachent fortement à l'idée d'une évolution « progressive », passant du simple au complexe. Aussi, dans tout organisme, recherchent-ils les « caractères archaïques » pour les opposer aux caractères « récents » qu'ils nomment « adaptatifs ». Touchant ces derniers, ils essaient d'apprécier le degré d'adaptation et s'ingénient à suivre, à travers les modifications morphologiques, les améliorations successives, les perfectionnements supposés.

Si leur recherche portait sur des organismes conservés dans des terrains de plus en plus récents, leurs conclusions reposeraient au moins sur un argument chronologique; mais la recherche porte, le plus souvent, sur des organismes actuels. De ce chef, les conclusions perdent toute signification, car la mise en série des « perfectionnements », l'ancienneté ou

la nouveauté d'un caractère dépendent exclusivement d'affirmations non fondées. Lorsque, pour préciser, les naturalistes établissent l'ancienneté des diverses espèces d'Abeilles en se fondant sur la perfection relative des moyens de récolte du miel, ils prennent pour accordé que tel moyen est plus simple qu'un autre, ce qu'ils devraient, au préalable, démontrer. Ils placent « tout au bas de l'échelle », les *Prosopis*, qui ne possèdent aucun appareil collecteur, avalent directement le pollen et le dégorgent ensuite, avec le miel, dans les cellules; au-dessus, ils placent les autres Abeilles, dont le corps est couvert de poils formant brosse et qui collent le pollen aux poils avec du miel. L'apparition de ces poils serait un premier perfectionnement. Les « perfectionnements » ultérieurs consisteraient alors dans la réduction de la brosse: d'abord étendue au méthathorax, aux hanches, aux fémurs, elle se localiserait progressivement aux tibias des pattes postérieures (1). Mais cette gradation n'est qu'imagination pure et repose sur ce raisonnement, très voisin d'un jeu de mots, qu'une localisation est une spécialisation, qu'une spécialisation est un perfectionnement. Quels que soient les animaux considérés, les gradations admises n'ont pas de fondement plus solide; nous n'en pouvons tirer qu'une seule constatation: à des comportements analogues correspondent des dispositions anatomiques différentes; nous revenons ainsi, par une autre voie, à la thèse même que nous venons de démontrer.

Nous ne pouvons faire état que d'une seule donnée, la succession stratigraphique des organismes. Seule elle nous indique l'ancienneté relative d'un organisme par rapport à un autre, mais cette ancienneté ne signifie pas simplicité plus grande. Si nous comparons entre eux les grands groupes zoologiques ou botaniques, en rejetant l'idée préconçue de perfectionnement nécessaire, nous ne découvrirons guère les preuves d'une supériorité quelconque. Des Poissons aux Batraciens, des Batraciens aux Reptiles, puis aux Oiseaux, aux Mammifères enfin, nous établissons une hiérarchie qui, dans une certaine mesure, repose sur la chronologie, mais que nous ne parvenons guère à faire reposer sur une base

(1) J. Pérez. Op. cit.

anatomique ou physiologique. Des uns aux autres, nous constatons des différences, voire des complications, mais dont nous ne saurions affirmer qu'elles sont des perfectionnements. Même, nous somme sûrs que certaines d'entre elles, comme celles de l'appareil vasçulaire, marquent un recul en réalisant une imperfection. Et dans bien d'autres circonstances, quel nom donner aux changements constatés ? En suivant, dans la série des étages successifs, les changements de la forme des coquilles d'espèces parentes, on voit les filets lisses se transformer en filets granuleux ; mais on voit également la transformation inverse (1) suivant les espèces que l'on compare ; par suite, le lisse ou le granuleux marqueraient tour à tour un perfectionnement l'un par rapport à l'autre. Et, mieux encore, la simplification anatomique devient un perfectionnement manifeste, pour les mêmes naturalistes, quand elle se produit chez un organisme parasite.

Au demeurant, formes inférieures ou formes supérieures, simplification ou complication sont des notions de pure morphologie, sans rapport véritable avec les phénomènes évolutifs. Ceux-ci doivent être envisagés au point de vue physiologique, comme l'adaptation elle-même, puisqu'il n'y a pas de vie possible sans la continuité des échanges, et que la continuité des échanges ne dépend pas, en principe, des dispositions anatomiques. Or, du point de vue physiologique, en quoi une complication anatomique constitue-t-elle un perfectionnement ? Si nous cherchons à pénétrer dans le détail des mécanismes, les échanges d'un Monocellulaire sont-ils plus simples que ceux d'un Pluricellulaire, si compliqué soit-il ? En aucune manière. La sarcode qui forme une Infusoire ou une Levure n'est pas plus simple, ne *peut* pas être plus simple que celui qui forme un Arthropode, un Ver, un Mollusque, un Vertébré ; et les échanges auxquels procède le sarcode des premiers se superposent exactement aux échanges auxquels procède le sarcode des seconds. On fournit aisément la preuve expérimentale qu'une Infusoire respire, digère, assimile, excrète exactement de la même manière qu'un Ver ou qu'un Vertébré ; elle se meut, elle se reproduit, elle réagit aux excitations extérieures. Qu'il s'agisse

(1) J. Boussac. Op. cit.

donc de Monocellulaire ou de Pluricellulaire, les échanges sont de même nature, ils sont également complets et multiples, parce que tous les sarcodes se ressemblent fondamentalement, qu'ils ont pour caractéristique essentielle de se décomposer et de se recomposer d'une manière incessante, qu'ils forment tous un complexe colloïdal composé de parties semblables ou analogues, ayant les mêmes propriétés générales et ne différant les unes des autres que par des propriétés secondaires d'importance variable.

Dès le début, dès le moment où elle existe, une masse de substance vivante a été un mélange complexe de substances définies; toutes ses propriétés dérivent de cette complexité initiale : elle n'existe, en tant que telle, que par cette complexité et tout mélange colloïdal composé d'une manière plus simple, possédant des propriétés différentes, n'est pas ce que nous appelons substance vivante. Assurément, toutes les substances vivantes ne sont pas identiques ; mais toutes sont également complexes, toutes fondamentalement composées de manière analogue. Pour toutes, dès lors, la complexité se traduit de façon très voisine: les échanges généraux sont qualitativement comparables et l'on n'aperçoit aucune différence de nature.

Les conséquences apparaissent aussitôt. Au point de vue constitutionnel, les organismes ne sont ni inférieurs, ni supérieurs ; ils diffèrent surtout les uns des autres par l'état de leur complication anatomique. Mais celle-ci ne résulte pas forcément d'une longue évolution ; elle n'exige pas, pour s'établir, les transitions ménagées que les naturalistes s'évertuent à rechercher. La condition essentielle réside exclusivement dans le fait que, lorsque la masse de substance vivante se scinde en deux parties, ces deux parties demeurent unies au lieu de se séparer. Or, cette différence n'est pas, elle-même, un perfectionnement; elle n'est pas une « adaptation » meilleure à certaines conditions de vie; elle résulte uniquement de la nature des échanges entre la matière vivante et le milieu. Tandis que, dans certaines conditions, la masse est constituée de telle sorte que les parties issues de la division se séparent, dans d'autres conditions la masse est constituée de telle sorte que les parties issues de la division restent unies.

Ainsi, Métazoaires et Métaphytes sont nés directement et d'emblée à partir de masses initiales distinctes, sans que ces masses aient nécessairement stationné à une phase protozoaire ou protophyte. Pluricellulaires et Monocellulaires ont pris naissance en même temps, d'une manière analogue ; ils ont évolué parallèlement. Ils ont pu évoluer rapidement et atteindre un degré très accusé de complication anatomique, sans passer par une phase pluricellulaire relativement simple. Du moment que les cellules se multiplient et que les tissus se différencient, la complication anatomique existe avec toutes ses conséquences.

Les données expérimentales administrent d 'ailleurs la preuve que le fait, pour deux cellules, de rester accolées ou de se séparer dépend uniquement du système d'échanges. Dans une eau dépourvue de chaux, des œufs d'Oursins se segmentent et les cellules issues de la segmentation se séparent indéfiniment: l'œuf se comporte comme se comporterait un Prostite (1). Pour obtenir ce résultat, il a suffi de modifier le système d'échanges en modifiant le milieu. Mais on l'obtient également en modifiant l'organisme. La segmentation d'un œuf donne, en effet, naissance à des cellules constamment isolées, à la suite de certaines fécondations hétérogènes, comme l'a vu Godlewski. Bien entendu, nous n'excluons pas l'hypothèse de Protistes demeurant unis après segmentation et se transformant en organismes pluricellulaires ; mais nous n'excluons pas non plus l'hyopthèse inverse, et nous concevons fort bien des organismes cessant d'être pluricellulaires et se transformant en Protistes. Toutes les éventualités semblent également réalisables ; l'essentiel est, avant tout, de considérer que, dès le début, et en fonction de la nature des échanges, une masse de substance vivante prenant naissance, puis se segmentant, donne, d'emblée, un organisme pluricellulaire.

Sans doute, la constitution d'un tel organisme entraîne avec lui des différenciations ; et c'est l'existence de ces différenciations, la constitution d'organes anatomiquement et histologiquement distincts qui, aux yeux des naturalistes, impliqueraient une complexité plus grande de la substance

(1) Et. Rabaud, *Eléments de Biologie générale*, p. 77.

des êtres pluricellulaires par rapport à celle des monocellulaires. L'erreur est manifeste. L'apparition de parties distinctes ne traduit pas un accroissement de complexité, l'adjonction de constituants nouveaux à ceux qui composaient déjà la substance des monocellulaires, constituants qui apporteraient avec eux des propriétés nouvelles. Entre les divers Monocellulaires et les Pluricellulaires, on ne constate aucune différence qui accuse chez ceux-ci des propriétés que ne posséderaient pas ceux-là. Tous possèdent les mêmes propriétés fondamentales, ils se comportent de manière comparable sous des influences analogues et leurs échanges, leur métabolisme en général, fonctionnent suivant les mêmes processus généraux. Et il n'en peut être autrement, puisque toutes les substances vivantes appartiennent à la même famille physico-chimique, puisque ce sont précisément leurs propriétés générales qui les caractérisent comme substances vivantes.

Dans ces conditions, les différenciations qui surviennent chez les êtres pluricellulaires, ne sont et ne peuvent être que des variations quantitatives portant sur les groupes cellulaires en rapport avec des milieux différents les uns des autres. Les différenciations dérivent donc du fait que les éléments cellulaires issus de la segmentation demeurent unis et acquièrent des positions relatives diverses. La genèse des différenciations devient ainsi très claire et doit se reconstituer de la façon suivante.

Toute masse de substance vivante est un complexe colloïdal dont les divers composants sont, les uns par rapport aux autres, en proportions définies ; mais ces proportions correspondent à un certain système d'échanges, c'est-à-dire à un certain milieu. Si le milieu change, le système d'échanges varie et les proportions se modifient. Or, il est clair que les propriétés d'une masse de substance vivante dépendent étroitement, non seulement de sa composition qualitative, mais de sa composition quantitative. Suivant le cas, elle sera plus ou moins sensible à la lumière, — et à telle lumière, — à la température, à l'état hygrométrique, aux diverses vibra-

(1) A. Mayer et G. Schæffer, Recherches sur les constantes cellulaires, *Journ. de phys. et path. gén.*, 1914.

tions. Et, précisément, l'établissement des différenciations n'est pas autre chose que la production d'une série de modifications dans les proportions des divers composants cellulaires en fonction de changements du milieu.

Tout organisme pluricellulaire, en effet, est un ensemble de milieux internes dérivant les uns des autres et, en dernière analyse, du milieu extérieur (1) ; chacun de ces milieux diffère forcément du voisin, au bout d'un certain temps, et détermine, pour les cellules qui le délimitent, des systèmes d'échanges spéciaux. La substance vivante qui forme ces cellules conserve la constitution de la substance initiale ; toutefois elle ne conserve pas les mêmes proportions des composants ; par suite, l'une au moins des propriétés générales de la substance considérée devient, pour elle, prépondérante : elle est différenciée.

Mais il va de soi que, suivant les substances vivantes, les différenciations ne s'effectuent pas de la même manière et toutes ne se produisent pas forcément. De là, la diversité que nous constatons généralement ; nous la mettons sur le compte d'une évolution, d'une adaptation, alors qu'elle résulte bien plutôt de la constitution de la substance vivante au point de départ. De cette constitution découlent celle des milieux internes, la genèse de tous les tissus, de tous les organes et, finalement, les dispositions anatomiques, les modes de fonctionnement des individus. Tous les organismes ne sont pas sensibles aux mêmes vibrations, n'entendent pas les mêmes sons, ne voient pas les mêmes couleurs, dissemblances radicales qui résultent de différenciations analogues, mais non concordantes, et témoignent souvent d'une origine indépendante. Au point de vue général, ces dissemblances ont pour nous un grand intérêt ; elles montrent que la formation de tissus et d'organes distincts ne correspond nullement à des nécessités immédiates créées par des incidences externes. Dans un organisme pluricellulaire, les différenciations s'établissent par le fait même que les cellules s'accumulent et déterminent la formation de milieux internes ; elles s'établissent d'abord en fonction de ces milieux et nullement par l'effort modelant de telle influence particulière. La

(1) Et. Rabaud, *Eléments de biologie générale.*

lumière ne crée pas les cellules visuelles, ni les sons des cellules auditives, ni les aliments les cellules digestives. Lumière, vibrations, substances chimiques, ne déterminent pas une modification locale au point où elles frappent, mais une série de modifications qui s'enchaînent, intéressent tous les milieux internes et l'ensemble des échanges. Dès lors, si les variations du métabolisme dépendent, au point de départ, de l'action de la lumière, des vibrations, des substances diverses, les modifications de l'organisme qui s'ensuivent ne sont pas nécessairement en rapport immédiat avec l'excitant initial. Toutes les différenciations, relativement à lui, seront donc quelconques ; elles peuvent ne pas s'établir. Les végétaux ne voient ni n'entendent, et tous les animaux n'ont pas d'organes de vision ou d'audition différenciés: tous les organismes pourtant sont sensibles à la lumière et aux vibrations. C'est une fois formés les groupes cellulaires, les tissus et les organes, que leur sensibilité spéciale à tel composant du milieu se manifeste et qu'ils jouent, dans l'organisme dont ils font partie, un rôle déterminé. Ils ne le jouent, d'ailleurs, qu'en fonction de toutes les autres parties et dans la mesure où les corrélations qui s'établissent entre les diverses parties permettent la continuation des échanges.

En toute occurrence, si nous l'opposons aux conditions de vie, le résultat morphologique est, évidemment, toujours quelconque ; il dépend d'une adaptation physiologique, de l'établissement d'un système d'échanges durable ; par elles-mêmes, les différenciations ne facilitent pas les échanges, pas plus qu'elles ne facilitent les déplacements de l'organisme ou la préhension des aliments. En un mot, l'ensemble des différenciations qui caractérise un être pluricellulaire ne réalise aucun perfectionnement, à quelque point de vue que l'on se place ; il fait naître, bien plutôt, des difficultés et, souvent, des difficultés graves. Du fait que la masse sarcodique unique se fragmente en cellules nombreuses et que ces cellules sont solidaires les unes des autres, la vie de chacune dépend de la place relative qu'elle occupe, de la facilité avec laquelle les matériaux nutritifs arrivent jusqu'à elle. Les cellules se groupent et délimitent des milieux internes, mais la vie de l'organisme qui se forme ne peut durer que si tous ces groupes et tous ces milieux conservent entre eux des relations étroites

telles, que le fonctionnement général continue. Or, plus le nombre des cellules augmente, plus les milieux internes se multiplient, plus devient difficile la réalisation d'un organisme capable de vivre. Toute la Tératogenèse met en évidence la production d'êtres qui se développent jusqu'au moment où la complication croissante des parties ne s'accorde plus avec leurs dispositions relatives, appareil circulatoire insuffisant ou provoquant le mélange des sangs veineux et artériel, tube digestif entraînant tout un remaniement des organes thoraco-abdominaux, système nerveux différencié de telle sorte que la tête ne se forme plus, etc.

On n'échappe pas à l'idée que de tels organismes se sont produits, dès le début, et se sont produits en grand nombre aux dépens des masses de matière vivante dont la combinaison venait à peine de s'effectuer; ils n'ont pas survécu et n'ont même pas abouti, tandis que d'autres, à côté d'eux, bien que parvenant aussi à une complication anatomique marquée, continuaient de vivre et se multipliaient. Pour tous ceux-ci, assurément, l'organisation acquise n'était pas la meilleure; pour tous, les échanges ne s'effectuaient pas de la meilleure façon; pour eux, du moins, échanges et organisation ont suffi, pendant un certain temps.

Ce sont les descendants immédiats de ces Pluricellulaires initiaux dont nous trouvons les restes fossiles dès les strates les plus anciens. Et déjà ce sont des organismes compliqués, non seulement parce que les couches fossilifères les plus anciennes sont encore relativement récentes, mais parce que Métazoaires et Métaphytes ont nécessairement existé à partir du moment même où la substance vivante est apparue.

Ce sont également et exclusivement les descendants de ces premiers êtres anatomiquement compliqués qui constituent les faunes et les flores actuelles; car il n'est pas vraisemblable que de nouvelles masses de substance vivante se soient combinées au cours des périodes géologiques accessibles à notre investigation et puissent se combiner encore. Les conditions nécessaires à cette combinaison avaient, à ce moment, et ont depuis longtemps disparu. Naturellement, quel que put être le degré de complication des Pluricellulaires initiaux, ils n'ont pas persisté tels qu'ils se sont consitués: plantes et animaux ont subi des modifications, et

souvent fort importantes. La succession stratigraphique des formes en administre une preuve irréfutable ; à mesure que les milieux se sont transformés, les organismes se sont également transformés ; ils ont évolué. Du reste, les conditions de vie ne se sont pas simplement modifiées, elles se sont multipliées. Au début, les conditions étaient, pour tous les animaux, celles du développement des larves libres, telles qu'elles existent encore pour les Echinodermes par exemple, car les masses initiales de sarcode ne possédaient sans doute qu'une faible quantité d'enclaves pouvant servir de matériaux nutritifs. De même, il ne pouvait être question ni de développement dans l'organisme maternel, ni de vie parasitaire. Accumulation d'enclaves, endotokie dans ses divers modes, vie parasitaire, résultent nécessairement de la multiplication des individus et des formes; et si ces conditions jouent un rôle décisif dans l'évolution, ce ne sont toutefois que des conditions secondes.

Sur le déterminisme de l'évolution, bien des affirmations se sont fait jour. Si quelques naturalistes ont pensé que les influences extérieures jouaient un rôle important dans le phénomène, d'autres ont essayé de prouver que l'organisme intervenait seul et possédait en lui-même la condition de ses transformations. C'est la conception que H. de Vries a prise à son compte, mais que d'autres avaient exprimée avant lui, d'une façon plus ou moins nette. La conception revient à dire que la matière vivante est un conglomérat de parties qui correspondent à des « caractères »; de ces caractères, les uns seraient développés et extérieurs, les autres à l'état d'ébauches invisibles. Extériorisés ou dissimulés, tous auraient la même valeur, et leur état dépendrait de l'influence du milieu: cette influence provoquerait leur développement ou les ramènerait à l'état latent, mais ne changerait rien à leur nature et ne prendrait aucune part à leur constitution. Dès lors, l'organisme « évoluerait », tout en demeurant essentiellement le même. Suivant H. de Vries, en outre, l'organisme traverserait des phases de stabilité et de variabilité.

Ce double point de vue ne résiste pas à l'examen. Et, tout spécialement, l'idée que les organismes se succèdent en suivant une sorte de cycle interne, correspondant à des alter-

natives de stabilité et de variabilité, résulte d'observations tout à fait superficielles. On sait, en effet, que H. de Vries a cultivé des Œnothères (*Œnothera lamarckiana*) pendant de longues années, sans s'être au préalable informé des origines de cette plante, sans se douter qu'elle dérivait d'hybrides assez complexes. Par suite, toutes les « mutations » dont il fit si bruyamment état se réduisent à n'être que l'apparition de caractères récessifs au cours de la disjonction d'un hybride. Le phénomène se produit dans d'autres cas où l'origine des polyhybrides est connue, notamment, dans le cas des Chrysomèles de Tower (1): certains croisements donnent une dominance définitive et tout se passe, à la première génération et aux suivantes, comme si les individus accouplés étaient semblables entre eux; mais, de loin en loin, un individu diffère légèrement des autres, et cette différence rappelle le parent récessif initial. La réapparition n'implique nullement que l'organisme traverse une période de variabilité, elle implique seulement que l'individu s'est développé dans des conditions un peu différentes des autres. D'ailleurs, les recherches de Boussac tirent tout à fait au clair cette question des périodes de stabilité, en montrant que les Cérithes ne varient pas tant que les conditions générales demeurent comparables à elles-mêmes et que leurs variations coïncident avec un changement d'étage (2).

Dès lors, quand les conditions extérieures déterminent des variations, les phénomènes qui se sont passés au moment où les organismes initiaux ont apparu se reproduisent. Ces variations naissent dans tous les sens, aucune n'est une « adaptation morphologique » à un genre de vie spécial. A ce point de vue toutes sont, comme toujours, absolument quelconques; elles n'ont de rapport de cause à effet qu'avec les influences qui les provoquent et avec la constitution des organismes dont ils dérivent.

Au surplus, pour se convaincre de cette absence d'adaptation morphologique, ne suffit-il pas d'analyser ces variations mêmes ? Fonctionnellement, beaucoup d'entre elles sont

(1) W. L. Tower, An investigation of evolution in chrysomelid beetles of the Genus *Leptinotarsa*, *Carnegie instit.*, 1906.

(2) J. Boussac. Op. cit.

insignifiantes, elles n'apportent aucun avantage ni aucun obstacle au système d'échanges, elles appartiennent à ce que les morphologistes appellent des « ornements », et ce terme exprime leur véritable importance « adaptative ».

Une objection se présente alors. Sans doute, disent divers auteurs, plusieurs des caractères qui apparaissent ainsi n'ont aucun rapport direct avec la vie de l'organisme et l'on peut les considérer comme indifférents. Toutefois, ils ont, indirectement, une véritable importance, car ils apparaissent en corrélation d'autres caractères qui jouent, eux, un rôle de premier plan. Certes, quand il s'agit de fossiles et qu'entre deux formes voisines, gisant dans deux étages immédiatement consécutifs, les différences constatées résident dans la substitution de crêtes à des tubercules, dans la diversité des contours d'un dessin, l'objection porte dans une certaine mesure ; nous ignorons tout de l'animal auquel correspond le squelette externe ou interne, nous pouvons faire toutes les hypothèses et supposer, notamment, que les « ornements »

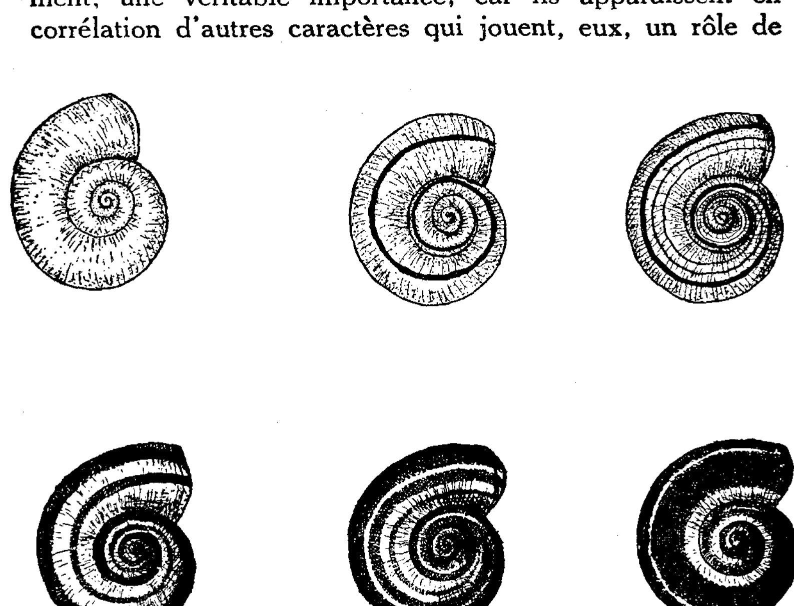


Fig. 63. — *Helix hortensis*. 6 variétés montrant la diversité des bandes colorées.

coïncident avec une disposition avantageuse à un titre quelconque.

Mais quand il s'agit d'organismes actuels, nous possédons tous les éléments de discussion. L'ensemble des faits permet alors de considérer la prétendue corrélation des « caractères inutiles » avec les « caractères utiles » comme une affirmation gratuite. Si nous comparons, par exemple, un grand nombre d'individus d'*Helix hortensis* ou d'*Helix nemoralis*, d'une part, nous constatons que la majorité a une coquille cerclée de bandes brunes en nombre variant de 1 à 5, et le reste une coquille uniforme (fig. 63) ; d'autre part, nous ne voyons pas que les uns ou les autres possèdent une disposition quelconque spécialement en rapport avec l'un de ces systèmes de coloration. Il ne fait cependant aucun doute que la présence ou l'absence de bandes brunes n'a, pour l'animal, aucune importance.

De même, un Orthoptère mantide, l'Empuse, porte sur sa tête une pointe conique très développée qui ne lui est d'aucune

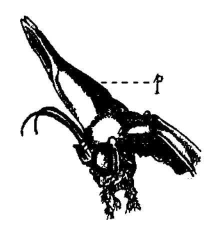


Fig. 64. — Tête d'*Empusa* montrant la forte proéminence conique (p), (à comparer à la figure 32).

utilité ; la Mante religieuse, qui mène le même genre de vie, qui a le même régime, le même comportement, une forme générale et une taille analogues, ne possède pas cet appendice (fig. 64) : l'Empuse cependant ne présente aucune disposition que ne présente la Mante et qui lui procurerait un avantage. Ce que l'on constate, c'est que les deux Orthoptères ne vivent pas tout à fait à la même époque et, par suite, ne se développent pas tout à fait dans les mêmes conditions. Ils ont un fond constitutionnel commun, avec une divergence secondaire qui se traduit par un aspect morphologique sans valeur

« adaptative », sans relation d'aucune sorte avec le genre de vie de l'animal. Les exemples pourraient être variés à l'infini. Tous les systèmes de coloration des Oiseaux, des Insectes et des fleurs, sont autant de « caractères » sans utilité véritable et qui ne coïncident avec aucun autre « caractère » particulièrement important.

Au demeurant, les dispositions indifférentes ne sont pas les seules dont il faille tenir compte. Beaucoup d'autres existent, qui constituent une gêne et entraînent parfois une mort rapide, telle l'absence d'orifice buccal chez un certain nombre d'Insectes non parasites. Dira-t-on qu'une disposition avantageuse contrebalance cette disposition nuisible ? Encore faudra-t-il le prouver ; et comment le faire ? En l'occurrence nous voyons clairement le déficit et nullement l'avantage. A la rigueur, apercevons-nous un palliatif dans le fait que l'animal peut s'accoupler et pondre avant de mourir ; mais nombre d'Insectes munis d'une bouche et capables de se nourrir sont sexuellement mûrs et s'accouplent presque aussitôt après leur éclosion, sans que cela soit pour eux un avantage tel qu'il entraîne la perte d'un organe important.

En fait, toutes les parties d'un organisme sont étroitement corrélatives les unes des autres, et non pas seulement deux d'entre elles. La moindre particularité morphologique ou fonctionnelle dépend de l'ensemble ; les ébauches se déterminent l'une l'autre et aucune d'elles n'est une « réaction utile », une production avantageuse, pas plus qu'elle n'est un ornement. Toutes traduisent, en fin de compte, l'état constitutionnel de l'organisme, état qui varie, pour un organisme donné, en fonction des conditions actuelles.

Et dès lors, l'évolution des êtres nous apparaît sous son vrai jour. Elle ne préexiste pas aux formes qui se succèdent ; elle ne dépend nullement d'une forme immanente, elle ne suit pas une direction spéciale, elle s'effectue au gré des circonstances. En fonction de ces circonstances, le sarcode initial subit une série de transformations, mais il ne les renferme ni ne les suppose. Certes, sa composition est extrêmement complexe ; mais cette complexité résulte de l'ensemble des conditions qui ont déterminé la combinaison et le mélange des substances colloïdales. Au moment où il vient de se

former, ce sarcode ne contient rien de plus que des parties possédant diverses propriétés physico-chimiques, et la façon dont il se développe dérive exclusivement de ces propriétés en fonction des incidences actuelles ; rien n'autorise à dire que ce sarcode renferme en puissance toutes ses transformations ultérieures. Tant que les conditions de milieu restent comparables, le sarcode reste semblable à lui-même ; quand les conditions changent, d'autres propriétés de ce sarcode entrent en jeu, les substances qui le forment subissent des modifications et son évolution s'en ressent nécessairement. Mais tout dépend, exclusivement, de l'interaction du sarcode avec le milieu ; l'évolution constatée n'est autre que l'évolution de propriétés physico-chimiques sous certaines influences. Les formes et le fonctionnement qui en résultent ne sont pas nécessairement toujours compatibles avec l'existence.

A considérer, pourtant, divers ensembles de formes, on peut se demander s'il n'existerait pas entre elles d'étroites relations, si chacune ne représenterait une phase d'un même développement général, un déroulement continu dans une même direction, comme une véritable *Orthogenèse*. Parfois, en effet, les apparences paraissent légitimer cette manière de voir ; que dissimulent-elles en réalité ? Sous une ressemblance superficielle, elles dissimulent souvent de profondes dissemblances. Dans tous les cas, ces apparences ne signifient pas qu'un organe doive varier d'une certaine façon ou ne pas varier. Evidemment, tous les organismes de même souche se transforment d'une manière analogue sous des actions semblables, mais ce fait ne fournit pas une raison suffisante pour parler d'Orthogenèse. L'évolution des Arthropodes cavernicoles, notamment, donne l'impression d'une Orthogenèse, et Jeannel s'efforce de la mettre en évidence (1). Il fait remarquer que l'isolement dans les cavernes est, très souvent, absolu ; que les espèces qui les peuplent ont été soumises à une ségrégation parfaite depuis le premier jour. Or, ces espèces, qui ont subi des transformations considérables, ont précisément abouti, d'une grotte à l'autre, à des formes correspondantes. Ces formes seraient identiques quand

(1) R. Jeannel. Op. cit.

l'évolution se serait effectuée « avec la même rapidité »; tel *Anthrocharis querilhaci*. Dans le cas contraire, elles sont différentes; mais alors chacune d'elles représenterait un stade de la forme la plus évoluée; tels *Bathysciola majori* et *B. gestroi*, celui-ci étant plus modifié que celui-là. Sa forme est, en effet, plus allongé (1,8 à 2 mm. au lieu de 1,5 à 1,8); les antennes atteignent le milieu du corps, tandis que celles de *B. majori* ne dépassent pas les angles postérieurs du prothorax. D'une façon générale, les modifications se seraient établies suivant une direction bien définie.

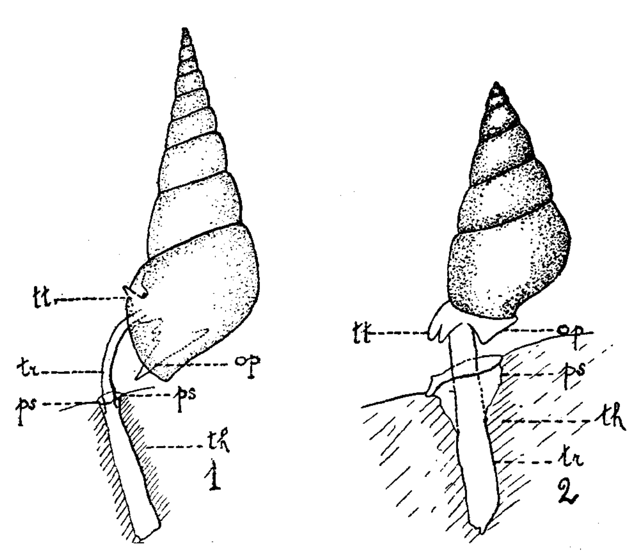


Fig. 65. — Mollusques parasites des Echinodermes. Aspect de mollusque normal, sauf l'allongement de la trompe et l'apparition d'un *pseudopallium*. Celui-ci est plus marqué en 2 qu'en 1. Tr. trompe, ps. pseudopallium, th. téguments de l'hôte, op. opercule, tt. tentacules, d'après VANEY.

En bien d'autres circonstances, on trouve aussi des dispositions capables d'être mises en série et semblant témoigner, pour l'organisme, d'une nécessité de varier de la même manière, quoique à des degrés divers. Les Mouches du vinaigre (*Drosophila ampelophila*), étudiées par Morgan, ont donné une série d'individus à ailes abrégées ou absentes, tous directement issus de la Mouche à ailes normales, mais

pouvant être rangés par ordre de longueur décroissante jusqu'à l'aptérisme complet (1). De même, les *Bythinus diversicornis* décrits par Peyerimhoff passent, par transition ménagée, des individus possédant des yeux fort développés à d'autres qui en sont presque dépourvus et chacun cependant appartient à des lignées différentes (2). On pourrait également ranger par degrés les divers états de développement du vagin impair des Marsupiaux (3). On montrerait aussi que les Mollusques parasites des Echinodermes sont susceptibles

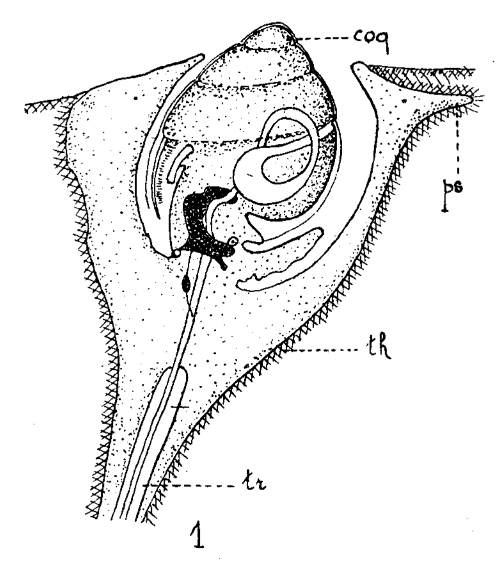


Fig. 66 (1). — Mollusques parasites des Echinodermes. Le parasite s'enfonce dans la cavité générale de l'hôte. Le pseudopallium enveloppe presque complètement. Tr. trompe, ps. pseudopallium, th. téguments de l'hôte, coq. coquille, vm. vaisseau marginal, d'après VANEY.

d'être mis en série (4), à la condition de pratiquer un choix judicieux de formes *probablement* parentes et représentant des degrés de plus en plus marqués de la pénétration du

(1) T. H. Morgan, *A critique of the theory of evolution*, Princeton, 1916.
(2) P. de Peyerimhoff. Op. cit.
(3) Voir p. 210.
(4) Cl. Vaney. L'adaptation des Mollusques au parasitisme. *Bull. Soc. Fr. et Belg.*, 1913.

parasite dans l'hôte. Le développement progressif d'un sac qui enveloppe les espèces « les mieux adaptées » et les sépare du corps de l'hôte aux dépens duquel elles vivent, entièrement enfoncées, donne, très nettement, l'impression d'une évolution orthogénétique (fig. 65 à 67).

Tous ces faits, — si frappants soient-ils — ne prouvent nullement que l'évolution suive un chemin déterminé et n'en

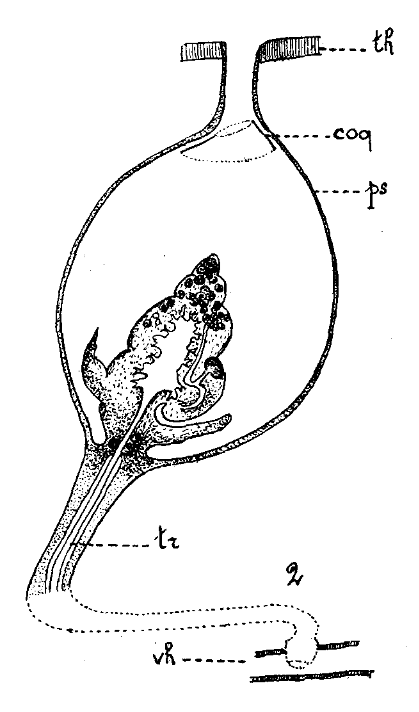


Fig. 66 (2). — Mollusques parasites des Echinodermes. Le parasite est complètement enveloppé par le pseudopallium (mêmes lettres que pour 66 (1), d'après VANEY.

puisse suivre un autre. Ils prouvent, simplement, que des organismes très analogues, placés dans des conditions semblables, se modifient d'une façon parallèle. Lorsque des individus de même espèce et de souche commune sont enfermés dans des cavernes, ils subissent des actions tout à fait comparables et ne sauraient se modifier que d'une façon

analogue. Et si, de l'un à l'autre, on observe des différences de degré, on ne saurait les imputer qu'à des différences dans les actions mises en œuvre. C'est bien, au reste, ce qu'exprime Jeannel lui-même en admettant que les transformations sont liées à la « rapidité » de l'évolution. Envisagées au même point de vue, les Mollusques parasites appellent les mêmes remarques. Organismes parents, attirés par les Echinodermes,

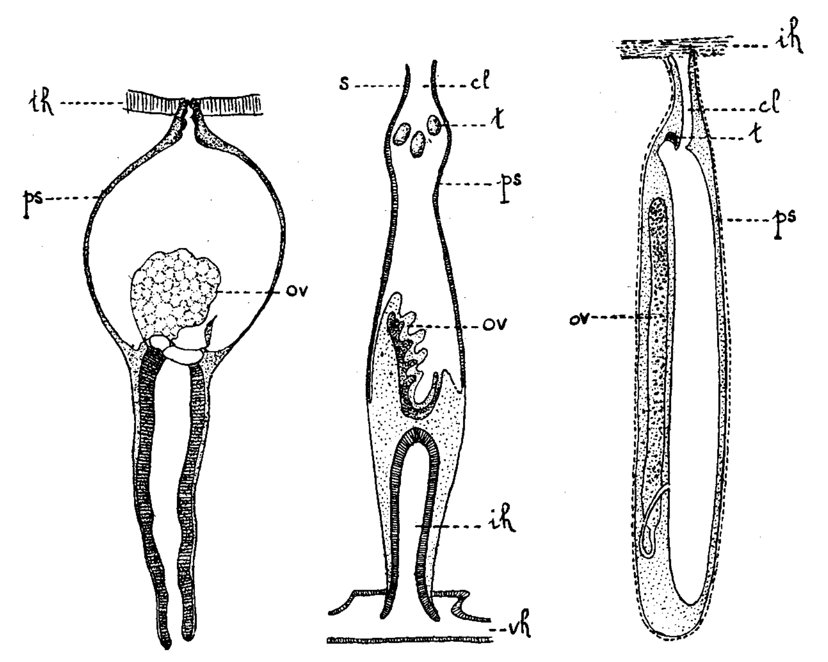


Fig. 67. — Mollusques parasites des Echinodermes. Les parasites sont ici réduits à une masse presque informe où les organes génitaux tiennent la plus grande place. Ov. ovaire, t. testicule, ps. pseudopallium, th. téguments de l'hôte, d'après VANEY.

ils ne sont pas attirés par les mêmes et ne vivent pas dans les mêmes régions. De leur parenté constitutionnelle dérive l'analogie des dispositions morphologiques; des différences de conditions dérivent les dissemblances.

Pour peu du reste, que l'on porte son attention sur le détail des transformations éprouvées par un appareil donné, on

s'aperçoit aisément que l'orthogenèse est une apparence sans réalité. La comparaison de l'appareil cardio-vasculaire chez les Vertébrés en fournit une preuve péremptoire, et d'autant plus remarquable que nous en connaissons le point de départ, que nous en constatons la quasi identité d'un groupe de Vertébrés à l'autre (fig. 68 à 71). Le cœur embryonnaire n'est, au début, qu'un tube, et de son extrémité antérieure partent les six arcs aortiques qui vont irriguer les arcs branchiaux. Cette disposition embryonnaire, commune à tous les Vertébrés, ne persiste chez aucun d'eux; mais, chez aucun, les transformations ne s'effectuent de la même

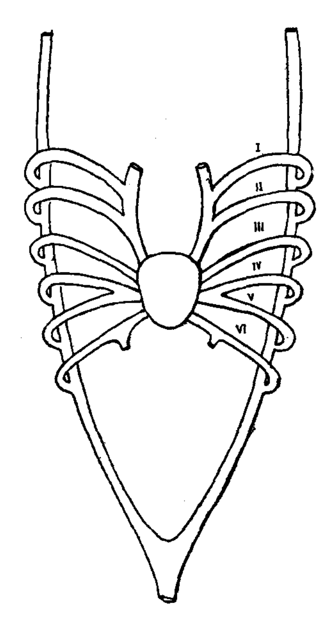


Fig. 68. — Disposition initiale des arcs Aortiques.

manière. Chez tous, le premier arc disparaît. Quant aux autres, ils se brisent, chez les Poissons, et se résolvent en capillaires au niveau des branchies, puis ces capillaires confluent et forment des veines qui aboutissent à l'aorte. Les Sélaciens ont deux veines pour une artère dans chaque arc; les Téléostéens et les Ganoïdes n'en ont qu'une; chez ces

derniers, en outre, le deuxième arc disparaît. Ce dernier fait pourrait se réduire à une question de plus ou de moins; mais l'existence d'une seule veine implique déjà une évolution différente.

A partir des Amphibiens, les différences s'accentuent. Le cloisonnement du cœur est une disposition nouvelle qui ne résulte nullement de la constitution du cœur du Poisson. Ce

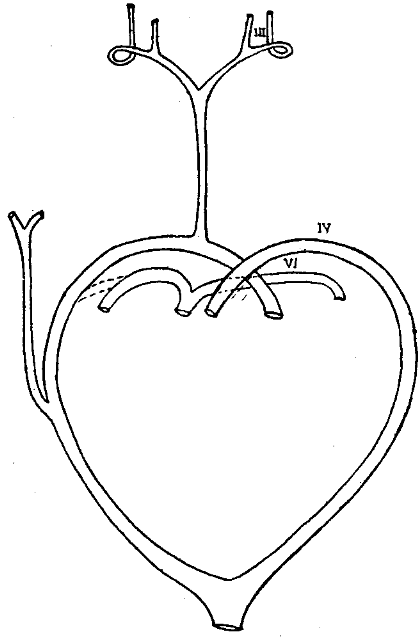


Fig. 69. — Transformation des arcs chez les Reptiles. III. Troisième arc (carotides). IV. Quatrième arc (aortes droite et gauche) ; VI. Sixième arc (artère pulmonaire).

cloisonnement ne diffère guère des Batraciens aux Reptiles; par contre il n'est pas homologue le moins du monde des Reptiles aux Mammifères. Chez les premiers, en effet, la cloison interventriculaire est placée de telle sorte que l'aorte gauche prend son origine dans le ventricule droit comme l'aorte pulmonaire, et l'aorte droite dans le ventricule gauche, tandis que chez les Mammifères, l'aorte gauche, qui existe, seule, naît dans le ventricule gauche. Dans les deux cas, sans

doute, la cloison délimite une cavité gauche et une cavité droite ; en fait, cette cloison n'a pas, dans les deux cas, une orientation comparable relativement aux gros vaisseaux ; par suite, les cavités ventriculaires, la situation relative des orifices artériels, les cœurs dans leur ensemble, convergent plus qu'ils ne sont homologues ; le cloisonnement incomplet de l'un ne représente pas une phase du cloisonnement complet de l'autre.

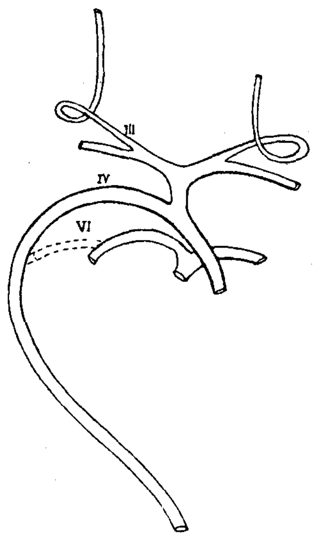


Fig. 70. — Transformation des arcs aortiques chez les Oiseaux. III. Troisième arc (carotides) ; IV. Quatrième arc (aorte droite) ; VI. Sixième arc (artère pulmonaire).

La dissemblance s'accentue, s'il se peut, quand on compare l'évolution des arcs aortiques. Chez les Batraciens, les deux premiers arcs disparaissent ; le troisième devient le tronc carotidien ; le quatrième et le cinquième persistent, formant, à droite et à gauche deux crosses aortiques l'une derrière l'autre ; le sixième, enfin, devient l'artère pulmonaire. Chez les Reptiles, des deux premiers arcs, persistent seulement les parties dorsale et ventrale qui réunissent les carotides au troisième arc ; celui-ci fournit alors le tronc de la carotide interne, et son anastomose dorsale avec le quatrième arc

disparaît, sauf chez les Lézards dont le troisième et le quatrième arcs forment, de chaque côté, deux crosses aortiques. Celles-ci, on le voit, ne sont pas homologues de celles des Batraciens. Enfin, le cinquième arc disparaît, le sixième donne, à droite, l'artère pulmonaire. Chez les Oiseaux et les Mammifères existe une seule crosse aortique dérivée du quatrième arc; mais c'est l'arc droit pour les premiers, l'arc gauche pour les seconds.

Je passe sur divers détails. Ce bref exposé fait d'ailleurs très nettement ressortir que l'évolution de l'appareil cardio-

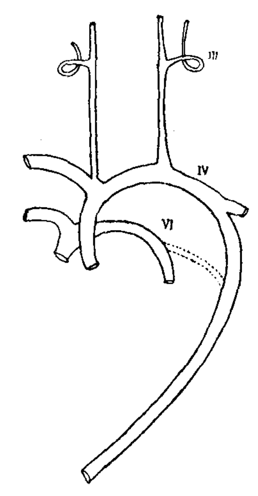


Fig. 71. — Transformation des arcs aortiques chez les Mammifères. III. Troisième arc (carotides) ; IV. Quatrième arc (aorte gauche) ; VI. Sixième arc (artère pulmonaire).

vasculaire s'effectue un peu dans toutes les directions. Elle s'effectue pourtant à partir des mêmes dispositions initiales, condition les meilleures pour provoquer des transformations analogues, et telles que les unes paraissent continuer les autres.

Ainsi dès qu'on procède à une analyse serrée, on constate nettement que l'Orthogenèse correspond à des apparences superficielles. L'étude du déroulement des Ammonites en fournit une preuve nouvelle et péremptoire. A son sujet, les partisans de l'Orthogenèse ont particulièrement insisté,

s'ingéniant à mettre en ligne continue toute une série d'intermédiaires. Et de fait, il semble dès l'abord qu'un organisme de ce genre ne puisse être qu'enroulé ou déroulé et qu'il n'y ait place, entre les extrêmes, que pour des déroulements incomplets. Mais une étude attentive montre dans le déroulement une remarquable diversité. En partant des formes complètement enroulées, il est facile d'établir plusieurs séries morphologiques divergentes, qui n'expriment

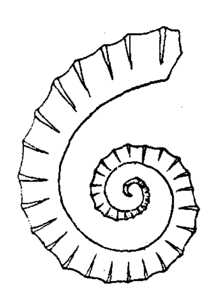


FIG. 72. — Déroulement des Ammonites. *Crioceras*. Coquille enroulée dans un plan, tours peu nombreux et disjoints.

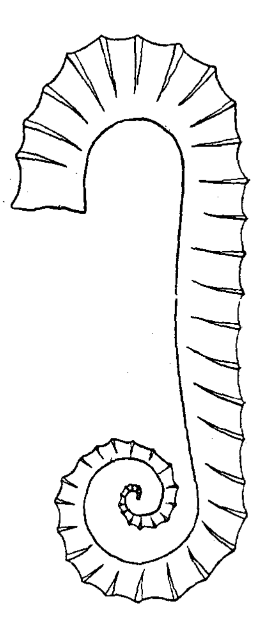


FIG. 73. — Déroulement des Ammonites. *Ancyloceras*. Enroulement spiral à tours non contigu, puis hampe verticale et terminaison en crosse.

évidemment aucune parenté, mais bien des modes sans rapport entre eux et non concordants. Le déroulement pur, par desserrement simple des tours, caractérise les *Crioceras* (fig. 72), et semble conduire soit à la rectitude complète des *Baculites* (fig. 78), soit au déroulement complet avec retour en crosse des *Hamulina* (fig. 77), soit au déroulement incomplet des *Ancyloceras* (fig. 73). Le retour en crosse est

plus ou moins brusque, ainsi qu'il résulte de la comparaison de ces mêmes *Hamulina* et des *Ptychoceras* (fig. 76). Le déroulement s'effectue aussi sans déserrement préalable, et la fig. 74, représentant un *Macroscaphites*, met en valeur l'opposition qui existe entre ce mode et le désserrement. Le déroulement s'effectue encore d'une autre manière : en se desserrant, l'Ammonite ne demeure pas dans un même

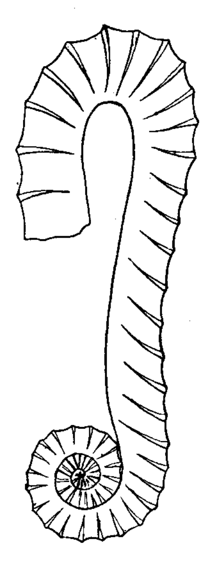


FIG. 74. — Déroulement des Ammonites. *Macroscaphites*. Tours contigus, puis redressés en une hampe qui se termine en crosse recourbée.

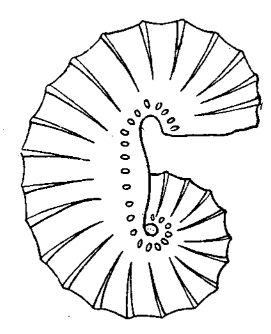


FIG. 75. — Déroulement des Ammonites. *Scaphites*. Ombilic étroit, tours embrassants, à l'exception du dernier qui s'allonge peu, formant une hampe large et courte qui se recourbe en crosse dans le voisinage de l'ouverture.

plan, ses divers tours s'élèvent les uns au-dessus des autres, elle prend l'aspect d'une spire (*Turrulites*, fig. 79) ; et la spire elle-même se desserre (*Heteroceras*, fig. 80), avec un retour en crosse non contigu ou contigu.

Si nous envisageons alors l'ensemble de ces formes, nous apercevons bien que nous ne pouvons établir, même artificiellement, aucune mise en série véritable; les modes de déroulement varient d'un organisme à l'autre et de telle

manière qu'on ne saurait admettre une direction quelconque, une Orthogenèse : il s'agit encore ici d'organismes parents, évoluant dans des conditions plus ou moins comparables.

En réalité, nulle part le développement phylogénétique ne

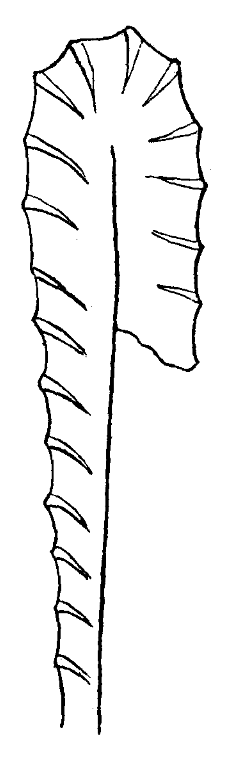


FIG. 76. — Déroulement des Ammonites. *Ptychoceras.* La hampe et le retour de la crosse sont contigus.

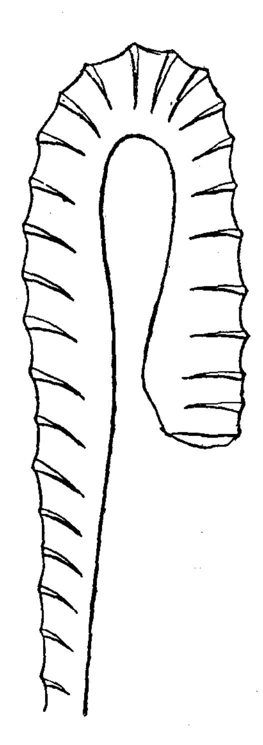


FIG. 77. — Déroulement des Ammonites. *Hamulina.* Hampe terminée par une crosse non contiguë.

suit une ligne déterminée; il s'irradie à partir d'un point de départ donné, et nous constatons l'établissement de phylums nombreux et divers. Ces phylums représentent ce qui a pu persister d'un nombre considérable de productions infiniment variées, nées sous des influences extérieures.

Mais ce qui persiste, ce n'est pas seulement ce qui réalise les dispositions ou les fonctionnements les meilleurs, ce qui

résulte d'une sélection des « plus aptes ». Même en prenant cette locution dans son sens relatif, en opposant une disposition ou un fonctionnement à un autre, nous constatons clairement que cette sélection n'a pas lieu. Tous les faits précédemment exposés prouvent, jusqu'à l'évidence, que tout système anatomo-physiologique, s'il n'est pas irrémédiablement incompatible avec les échanges, survit et fait souche de descendants.

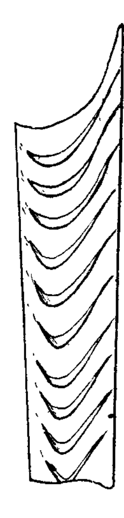


FIG. 78. — Déroulement des Ammonites. *Baculites*. Coquille réduite à une hampe sans crosse.

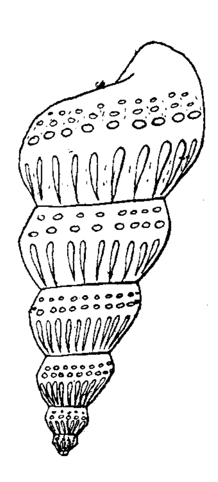


FIG. 79. — Déroulement des Ammonites. *Turrilites*. Tours contigus enroulés en spirale conique.

Dès lors, comment prétendre que l'organisation, la structure, la manière de vivre des animaux et des plantes répondent à une finalité ? Informés comme nous le sommes, pouvons-nous continuer à admettre, avec Claude-Bernard, « une finalité harmonique et préétablie dans les corps organisés dont toutes les actions partielles sont solidaires et génératrices les unes des autres (1) ? » Pour conserver cette hypothèse, il faudrait pouvoir continuer à penser que la

(1) Claude-Bernard, *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale*, 1898, p. 140.

perfection caractérise toutes les dispositions et tous les fonctionnements. La croyance à la finalité repose, en effet, sur une connaissance incomplète des phénomènes; elle tient exclusivement compte de ce qui a « réussi » et conçoit les phénomènes de la manière la plus simpliste; elle constate un résultat et prend ce résultat pour un but. A vrai dire, les complications anatomiques et fonctionnelles expliquent, dans une certaine mesure, cette erreur de point de vue, qui fausse

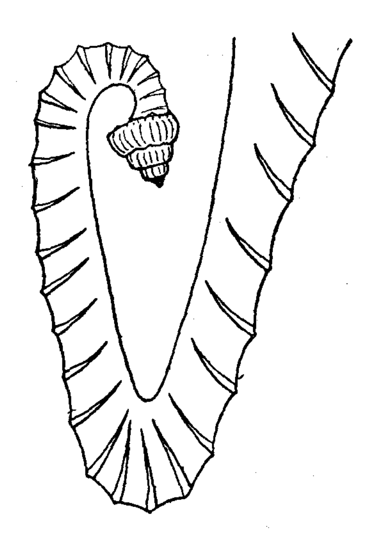


FIG. 80. — Déroulement des Ammonites. *Heteroceras*. Stades jeunes à tours contigus, enroulement spiral conique ; chez l'adulte redressement en hampe recourbée en crosse.

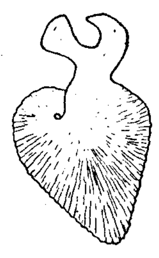


FIG. 81. — Déroulement des Ammonites. *Œcoptychius*. Enroulement normal, mais le dernier tour est géniculé.

depuis si longtemps les spéculations des naturalistes. Emerveillés par les complications, ils ne voient pas que leur existence même exclut la finalité, car, en supposant un but, tout autre chemin, plus court, plus direct, plus rapide y mènerait plus sûrement. Les détours sont généralement inutiles; fréquemment ils sont nuisibles; ils impliquent un mode de formation tout à fait indépendant du bénéfice hypothétique que l'organisme pourrait retirer de son résultat

morphologique ou fonctionnel. Constamment, au surplus, le « but » indiqué est un but imaginaire, et rien n'est plus admirable que l'ingéniosité déployée par les croyants pour découvrir la raison d'être d'une disposition anatomique ou d'un fonctionnement. Ils décident a *priori* que tout ce qui existe doit servir, et ils s'opiniâtrent à trouver le pourquoi des choses. C'est un déterminisme à rebours, un déterminisme orienté dans une seule direction, le but conditionnant les moyens.

Mais il importe de remarquer que ce déterminisme singulier repose toujours sur des interprétations unilatérales: le dard est fait pour transpercer, dit-on couramment en parlant de l'aiguillon des Hyménoptères ou de tout autre animal. On ajoute aussitôt, négligeant la contradiction, que la peau est faite pour protéger. Seulement, la peau ne protège pas; les proies que capturent les Hyménoptères ont, tout exprès, des membranes articulaires minces qui rendent l'accès facile à l'aiguillon; et lorsqu'il ne rencontre pas ces membranes minces, le dard ne pénètre pas et les paralyseurs ne paralysent point... Et l'on tourne incessamment dans ce cercle, sans voir qu'il suffit, pour le rompre, de constater que les choses pourraient se passer autrement et se passeraient peut-être beaucoup mieux, tout au moins aussi bien, en évitant tous les risques et toutes les contradictions d'un aiguillon fait pour percer et qui ne perce pas, d'une peau faite pour protéger et qui ne protège pas.

Mais alors l'argument se transforme et rebondit. L'aiguillon perce tout de même; or, cet aiguillon s'est formé chez l'embryon ou chez la nymphe, son ébauche est née à un moment où elle ne pouvait rendre aucun service, puisque l'aiguillon fonctionne exclusivement chez l'adulte. Il faut bien alors que cette formation réponde vraiment à un but. D'une façon générale, il faut bien que le développement embryonnaire prépare des organes qui serviront beaucoup plus tard: comment ne pas voir, dans cette préparation lointaine, la poursuite d'un but, une harmonie préétablie ? Semon, et quelques autres à sa suite, cherchant à échapper au finalisme proprement dit, suppose que les organismes placés dans des conditions diverses s'y sont « adaptés » et conservent de leur « adaptation » un souvenir héréditaire.

Grâce à cette « propriété mnémonique », les modifications provoquées se reproduisent au cours du développement. Cette conception revient à exprimer, en d'autres termes, l'adaptation néo-lamarckienne proprement dite. Elle ne réduit pas l'objection même, qui paraît assez forte à quiconque se contente d'un examen en surface.

Pour la réduire, il suffit de constater qu'elle tire toute sa valeur d'une pétition fondamentale de principes, consistant à supposer que les ébauches nées au cours de la vie embryonnaire sont forcément destinées à jouer un rôle dans le fonctionnement de l'organisme adulte. L'erreur se conçoit fort bien: l'adulte seul nous intéresse, et l'intérêt que nous lui portons se retrouve dans tous les domaines. Le permanent, et qui semble définitif, captive notre attention beaucoup plus que le provisoire; nous n'examinons celui-ci que pour comprendre celui-là. Dans le provisoire, nous apercevons une préparation du permanent, et le permanent devient, à nos yeux, un but. Mais si ce processus psychologique influe sur notre appréciation des phénomènes, il ne change rien à leur valeur véritable. En faisant un effort pour nous replacer en face de la réalité, nous nous rendons bien compte que la permanence est dans notre esprit et non pas dans les choses. La forme adulte change aussi bien que les formes embryonnaires ou larvaires, l'individu entier ne cesse un instant d'évoluer, et c'est dans la mort qu'il trouve son aboutissement final. Dès lors faudra-t-il penser que tous les événements qui se succèdent depuis la fécondation jusqu'à l'extrême vieillesse préparent la décrépitude, puis la désintégration finale et la transformation de la matière vivante en ses composants simples ? S'il y a un but, ce ne peut être que celui-là.

Quelles que soient les phases par lesquelles passe un organisme, à chaque instant cet organisme existe pour lui-même, si l'on peut dire; son développement se poursuit d'une manière strictement actuelle, en fonction du milieu et de sa constitution propre.

Des parties qui constituent la larve ou l'embryon, les unes se transforment, les autres disparaissent; et il existe des fonctionnements embryonnaires dont on ne retrouve aucun équivalent chez l'adulte; Wintrebert, notamment, en a étudié

plusieurs et son étude l'a précisément conduit à dire, sous une forme expressive: l'embryon « est de son temps (1) ». Ce qui pèse sur le développement, ce qui le conditionne en partie, ce n'est donc point l'avenir, mais le passé, ce sont tous les événements auxquels l'embryon a pris part, auxquels tous ses ascendants ont pris part. Soumis, à chaque instant et sans arrêt, à des variations de son système d'échanges, la question de vie ou de mort se pose à chaque instant pour lui ; chaque variation, nous l'avons vu, exige une adaptation ; corrélativement, cet organisme subit des changements morphologiques, des parties se forment, des tissus s'accroissent, d'autres disparaissent, et toutes ces modifications ont une valeur strictement actuelle. Les parties nouvelles permettent ou non la continuation de la vie, elles fonctionnent ou ne fonctionnent pas au moment suivant ; si elles fonctionnent, on pourra dire que le moment où elles ont apparu préparait le suivant ; mais ce ne sera qu'une manière inexacte de parler.

A cet égard, les fentes et arcs branchiaux fournissent un exemple remarquable. Ils se forment à un moment donné, puis se transforment ; mais il est clair que leur apparition ne prépare vraiment aucun organe adulte. Visiblement, tous les vaisseaux qui se différencient, les fentes qui se creusent, correspondent aux interactions de l'embryon avec les influences extérieures au moment considéré ; successivement, ces vaisseaux disparaissent, sauf une faible partie. La valeur actuelle de ceux qui s'atrophient ne saurait faire aucun doute ; pour quelle raison accorderions-nous une valeur différente à ceux qui persistent et se sont différenciés en même temps et de la même manière ? Les uns cessent de fonctionner, les autres continuent, fonctionnant ou non comme ils fonctionnaient avant, mais tous dépendent de l'état du système d'échanges, de l'ensemble des interactions du complexe organisme × milieu au moment où ils se sont différenciés.

Pour être frappant et suggestif, l'exemple des productions aortiques de l'embryon des Vertébrés n'est pas un exemple isolé ; il n'est qu'un cas particulier d'un fait général. Rien ne montre mieux ce fait général que l'analyse des phénomènes

---

(1) P. Wintrebert, Le mouvement sans nerfs, *Journal de Psychologie*, 1921. Voir plus haut, p. 206.

de métamorphose chez les divers animaux. La caractéristique de ces phénomènes réside en ceci qu'un organisme constitué, et vivant d'une certaine manière, acquiert une forme nouvelle et une autre manière de vivre. Avec les procédés de description admirative communément employés, ces changements sont présentés comme une nécessité pour l'espèce et comme lui procurant une série d'avantages. Dès lors, les processus larvaires qui se succèdent donnent tout à fait l'impression de préparer la forme et le fonctionnement de l'adulte. Les disques imaginaux des Insectes, les bourgeons divers des Batraciens, toutes les ébauches spéciales aux larves d'Echinodermes donnent fortement cette impression. Elles la donnent d'autant mieux que la plupart d'entre elles ne fonctionnent pas, — ou ne paraissent pas fonctionner — chez les larves, que leur seule raison d'être semble bien résider dans leur fonctionnement ultérieur.

Mais ne suffit-il pas d'étudier avec soin ce processus des métamorphoses pour reconnaître sa valeur intrinsèque ? Nous plaçant alors au point de vue de l'organisme, nous constatons que les métamorphoses ne lui ajoutent rien et ne lui procurent aucun avantage; bien mieux, elles provoquent une ou plusieurs crises dangereuses, au cours desquelles bien des individus succombent. De leur inutilité découle forcément l'absence de finalité dans les transformations successives. Et, en effet, les larves existent fonctionnellement et, souvent, leur activité équivaut à celle de l'adulte, quand elle ne la dépasse pas. Les larves pélagiques des Echinodermes se déplacent avec une facilité infiniment plus grande que les adultes qui en proviennent, et l'on en peut dire autant des larves de Batraciens, notamment de celles des Batraciens urodèles. Nombre de larves d'Insectes mènent une vie exactement semblable à celle que mènent les adultes; elles ont les mêmes régimes alimentaires et se déplacent avec la même vitesse, témoin les larves de Carabes. Pour elles, même, on ne saurait arguer que l'absence des ailes limite les déplacements, car les adultes en sont fréquemment dépourvus. Parfois, assurément, les adultes possèdent des qualités que ne possèdent pas les larves, mais cela prouve simplement que toutes les possibilités se réalisent: rien n'autorise à établir entre elles une hiérarchie, à considérer les

possibilités des adultes comme supérieures à celles des larves, ou réciproquement.

La seule différence, fort importante à coup sûr, consiste en ceci que les larves ne sont pas sexuellement mûres. Et cette différence contribue à créer l'illusion finaliste: tout, dans l'organisme, serait subordonné à la reproduction, et la forme adulte jouerait un rôle décisif, soit pour rendre possible la maturité sexuelle, soit pour disséminer les produits sexuels. S'il en était vraiment ainsi, les métamorphoses acquerraient, du même coup, une utilité et un but; les risques qu'elles font courir à l'individu seraient peu, en regard de leur importance pour l'espèce. Mais l'illusion se dissipe promptement dès que nous envisageons les faits dans leur ensemble, au lieu d'établir une règle générale à propos de faits particuliers. Si, dans tous les cas, la maturité sexuelle coïncidait nécessairement avec l'acquisition de la forme adulte, il faudrait bien convenir que cette acquisition présente un certain avantage, en admettant que la reproduction soit un avantage. Mais cette coïncidence n'est pas constante. La maturité sexuelle des Insectes n'exige nullement que ces animaux traversent une phase larvaire très différente de l'état adulte. Les Orthoptères, les Hémiptères n'ont pas de métamorphoses proprement dites; la forme qu'ils possèdent au moment où ils sortent de l'œuf diffère assez peu de la forme qu'ils ont au moment où s'établit la maturité sexuelle. Ils muent, simplement, un certain nombre de fois; beaucoup, parmi eux, acquièrent des élytres et des ailes à leur dernière mue, mais beaucoup d'autres demeurent aptères et l'adulte ne diffère morphologiquement des jeunes par aucun trait essentiel.

Parallèlement à ces faits, déjà fort significatifs, se placent tous ceux qui ont trait à des larves dont les glandes génitales se développent, ou qui se reproduisent par un moyen quelconque, sans acquérir la forme adulte. Parmi les Insectes, les larves de Cecidomyie (*Miastor*), les nymphes de Chironomes (*Chironomus gummii*) se reproduisent parthénogénétiquement; de plus les femelles de Lampyres, celle des Psychés conservent à peu près intégralement l'aspect de la larve. En dehors des Insectes, la multiplication des Trématodes est également un phénomène de même ordre, puisque les Sporocystes, qui donnent indéfiniment naissance

à d'autres Sporocystes, à des Rédies ou à des Cercaires, sont, incontestablement, des larves. Chez les Vertébrés eux-mêmes, l'Axolotl n'est-il pas l'exemple le plus classique d'une larve devenant sexuellement mûre, s'accouplant et pondant ?

L'inutilité des métamorphoses devient ainsi notoire. Pour l'individu, elles ne correspondent à d'autre nécessité que celle qui découle de l'interaction de l'organisme et du milieu ; elles n'ont d'autre déterminisme que les conditions actuelles, telles que nous les avons constamment définies ; en aucun cas ces conditions ne se confondent avec un besoin à venir. Les ébauches qui se forment chez la larve ne préparent nullement l'état adulte ; mais l'état adulte résulte du fait qu'en fonction des influences actuelles, les tissus larvaires se multiplient et se différencient d'une certaine manière. Multiplication et différenciation n'entraînent pas la maturité des glandes sexuelles ; cette maturité résulte de l'ensemble des causes qui déterminent les changements d'où résultent l'état adulte lui-même. D'autres causes peuvent survenir qui déterminent également des changements constitutionnels et, avec eux, la maturité sexuelle, sans se traduire pourtant par l'apparition d'ébauches nouvelles. Celles-ci ont donc exactement la même signification que toutes les ébauches embryonnaires ; pas plus que les arcs branchiaux de l'embryon des Vertébrés ne préparent l'appareil circulatoire de l'adulte, ces ébauches ne préparent des organes en vue d'une autre manière de vivre.

Nous nous trouvons ainsi ramenés à concevoir tout simplement les séries d'ébauches qui aboutissent à la forme adulte, comme la succession de systèmes anatomo-physiologiques tels que chacun dérive des conditions actuelles et crée des conditions nouvelles, capables de déterminer la mort de l'organisme. Si le système qui naît se dégage du précédent, il n'en est, en aucune manière, un perfectionnement ; il peut en différer, et nous savons qu'il en diffère parfois au point de gêner et d'arrêter le fonctionnement tout entier de l'organisme. On en conclut nécessairement que les formes anatomiquement les plus simples sont aussi les plus parfaites, celles qui vivent le mieux dans des conditions diverses. Dans un milieu constant, un Monocellulaire quelconque persiste

indéfiniment, il ne renferme en lui-même aucune cause de destruction; ses échanges continuent et poursuivent toujours le même cycle, sa masse augmente et se fragmente: mais, simple ou multiple, elle persiste. Cet organisme ne mourra que si le milieu change ; et celui-ci changera s'il ne peut se renouveler. Il changera, parce que, échangeant avec lui, le Monocellulaire en modifie la composition, retirant diverses substances et en rejetant d'autres; au bout d'un temps ce milieu confiné devient un milieu toxique, et le Monocellulaire meurt tué par sa propre activité.

Or, c'est le lot de tout Pluricellulaire de vivre en milieu confiné. En délimitant des cavités internes, la segmentation fait obstacle à l'élimination complète des déchets de l'organisme ; l'intoxication commence avec la première complication anatomique et l'imperfection physiologique s'accentue à mesure que les dispositions anatomiques se compliquent et rendent l'élimination difficile. Les poisons s'accumulent, multipliant pour les Pluricellulaires les difficultés de vivre. Ainsi, en se compliquant, l'individu perd son immortalité, et tous ses « perfectionnements » successifs sont autant de germes de mort.

Oh ! sans doute, on peut toujours échapper à l'emprise des faits en arguant de desseins impénétrables qui engagent les êtres dans des voies insondables. Mais l'échappatoire n'a d'autre valeur que son air de mystère; sa pauvreté mérite à peine qu'on s'y arrête. Tout ce que nous voyons, tout ce que l'observation comme l'expérience démontre d'une façon péremptoire, permet de repousser du pied ces explications irrationnelles, qui viennent encombrer le domaine de la recherche scientifique. Où que nous regardions, pour peu que nous regardions sans arrière-pensée comme sans parti pris, nous apercevons des phénomènes liés à un déterminisme rigoureux, enchaînement complexe d'événements simultanés et successifs, enchaînement tel que les antécédents conditionnent toujours les conséquents et que les mêmes conséquents dépendent toujours des mêmes antécédents. Rien n'est prévu dans cet enchaînement et il ne tend vers aucun but; il s'établit au fur et à mesure que les événements naissent et que les interférences se produisent.

Tous les êtres vivants font nécessairement partie de ce déterminisme général ; étroitement liés entre eux et avec le milieu, ils se transforment sans cesse ; ils disparaissent ou survivent, suivant que les conditions permettent aux échanges de s'effectuer ou les en empêchent. A aucun moment, on ne saurait trop y insister, la persistance ne dépend d'un avantage résultant d'une conformation ou d'un fonctionnement. Parmi toutes les variations possibles ne s'effectue pas une sélection telle que les plus favorables persistent seules : *pour qu'un organisme persiste, il faut et il suffit que sa conformation, que son fonctionnement, que sa manière de vivre n'impliquent aucune cause irrémédiable de destruction.* Les Orchidées, les Asclépiadées sont organisées de telle façon que l'autofécondation est généralement impossible et, de ce chef, ces plantes sont vouées à une disparition certaine si quelque Insecte ne survient pas. Les Insectes astomes meurent dans un très court laps de temps ; ils n'ont de descendance que si la maturité sexuelle coïncide exactement avec leur éclosion. Ces plantes, comme ces animaux, marquent la limite extrême des dispositions et des fonctionnements compatibles avec l'existence ; il suffit du plus léger changement pour que leur constitution, fort peu favorable, devienne franchement nuisible. Et par eux, la signification profonde des phénomènes ressort avec tout son relief.

Entraînés d'un milieu dans un autre, passant d'un système d'échanges dans un autre, d'une adaptation physiologique à une adaptation physiologique, les organismes évoluent. Les formes qu'ils acquièrent au cours de cette évolution sont, relativement aux conditions de vie, indifférentes, gênantes ou nuisibles, jamais elles ne sont en rapport fonctionnel nécessaire avec ces conditions; elles ne sont déterminées ni par le comportement, ni par le régime et de telle manière qu'elles les rendent possibles. Parfois les dispositions s'accommodent avec le régime ou le comportement; bien ou mal, l'organisme les utilise. Mais leur utilisation ne permet pas de conclure à leur nécessité. L'homme, par exemple, se tient debout et marche sur ses membres postérieurs; la forme générale de sa colonne vertébrale, de son bassin, de son crâne s'accorde, sans aucun doute, avec cette attitude: faudra-t-il dire que la

conformation dérive de l'attitude, que le trou occipital s'est déplacé vers la partie antérieure de la boîte cranienne, tandis que la colonne vertébrale a acquis une double courbure parce que l'homme primordial adopta la marche bipède et la stature debout ? Ne voyons-nous pas clairement que la double courbure, l'élargissement des bassins, la position du trou occipital déterminent nécessairement l'attitude redressée, une attitude d'équilibre, la conformation du squelette étant donnée ? Ne voyons-nous pas, en un mot, que l'homme en se tenant debout, utilise une conformation, sans que ce mode de station ni cette conformation lui soient véritablement utiles ? A coup sûr, ce n'est point l'utilité, ce n'est point l'avantage qui donnent prise à la sélection et facilitent l'existence; ce n'est pas le plus apte qui persiste et le moins apte qui disparaît: la lutte pour la vie n'est qu'une formule séduisante et creuse. Parmi tous les organismes qui vivent, qui se développent et se multiplient, les uns vivent facilement et d'autres difficilement, tous persistent jusqu'au moment où survient pour eux un changement complètement et définitivement nuisible: alors intervient une sélection, mais loin de conserver le meilleur, elle supprime simplement le pire.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

PRÉFACE 5

CHAPITRE I. — **Les théories relatives à l'adaptation.** 11

1. *Position du problème*.. 11

Entente sur l'idée d'évolution; désaccord sur la cause et le mécanisme : déroulement simple ou transformation. Evolution implique variation et celle-ci implique adaptation.

2. *Les divers sens du mot « adaptation »*...................... 12

Opinions diverses. Adaptation cause de variation. Variabilité, faculté d'adaptation; l'adaptation propriété physico-chimique. La concordance entre l'organisation et les conditions d'existence.

3. *Harmonie préétablie : action du milieu ; sélection*.......... 14

Concordance due à des forces internes, c'est une affirmation pure. — L'explication lamarckienne; elle ne correspond pas aux données de l'expérience; elle donne au milieu une prépondérance excessive. — L'explication darwinienne; elle ne correspond pas non plus aux faits d'expérience et d'observation; avantage et désavantage sont des notions relatives; l'explication se ramène à une tautologie.

4. *La Préadaptation*.. 30

Les organismes chercheraient le milieu correspondant à leur constitution. Les animaux cavernicoles aveugles ont perdu les yeux avant d'entrer dans les grottes; autres faits analogues. La théorie supprime le problème. Elle ne résiste pas à l'examen; tous les cavernicoles ne sont pas aveugles ni lucifuges; la cécité ne supprime pas la concurrence entre aveugles; elle n'est pas incompatible avec la vie en surface. L'allongement des appendices n'est pas une compensation à l'impossibilité de voir. La préadaptation n'explique pas l'origine de la cécité; elle n'explique donc pas l'adaptation à la vie cavernicole. Les autres faits à l'appui de la théorie ne sont pas plus probants: vessie natatoire et poumons; les Annélides de la vase argileuse ; le Puceron lanigère ; le développement intra-utérin; vie parasitaire des Cestodes. La préadaptation ne résout pas le problème; elle emprunte, en les retournant, les explications néo-lamarckiennes.

Aucune théorie ne réussit à expliquer la concordance entre l'organisme et le milieu.

Pages

CHAPITRE II. — **L'illusion de la concordance**.................. 51

Tous les systèmes admettent la concordance sans examen; tout organisme est supposé vivre dans les meilleures conditions. On constate simplement la persistance. Des dispositions variées correspondent aux mêmes conditions; il n'y a pas de rapports exclusifs entre une conformation et un milieu; la concordance est souvent dans notre esprit. Les Pêchers de la Réunion; la permanence du feuillage ne résulte pas forcément d'un climat sans saisons ; la rétine des Oiseaux. Pattes et élytres des Dytiques; les pieds palmés des Vertébrés aquatiques. Les organismes aplatis; les appendices natatoires; le pharynx des larves de Diptères ; les Oyats et les dunes. On ne peut reconstituer le genre de vie par la seule morphologie. L'échec de la paléontologie éthologique: les formules de Dollo; le *Struthiomimus altus*.

CHAPITRE III. — **L'adaptation physiologique**.. 73

La morphologie intervient dans la manière de vivre; elle ne la domine pas.

1. *Le jeu des échanges*.................................. 73

Les échanges ont le rôle essentiel; s'ils continuent, l'organisme est adapté ; l'adaptation n'implique aucune disposition morphologique spéciale; l'étude des Monocellulaires le prouve. La continuité des échanges définit l'adaptation du point de vue statique; l'établissement d'un système d'échanges durables la définit du point de vue dynamique. L'adaptation s'établit plus ou moins facilement; elle n'est jamais qu'un processus physiologique. Chez les Monocellulaires, la forme ne conditionne pas l'adaptation. Chez les Pluricellulaires, la forme intervient secondairement.

2. *Le rôle des dispositions morphologiques*.................. 87

On apprécie difficilement si une disposition anatomique facilite les échanges, et plus facilement si elle leur fait obstacle. Toute structure dérivant des échanges crée des conditions nouvelles pour les échanges ultérieurs. Développement de l'œuf dans des conditions normales et dans des conditions anormales; les monstres Acéphales. Prépondérance des processus physiologiques; aucune disposition anatomique ne prépare à un mode de vie ultérieur.

3. *Adaptation et conditions optima*.......................... 95

Il y a, pour un même organisme, plusieurs systèmes d'échanges durables : colonies bactériennes et température ; plantes et éclairement.

CHAPITRE IV. — **Le peuplement des milieux**................. 99

La forme n'intervient pas dans la dispersion des êtres et leurs changements de milieux ; les prétendus avantages pour l'espèce. Attractions et répulsions exercées par les influences externes; rôle de la constitution physico-chimique

Pages

des organismes. Attractions et répulsions sont quelconques, quant à la possibilité de vivre.

Le déterminisme du peuplement des cavernes; rôle accessoire de l'éclairement; rôle prédominant de l'humidité et de la température.

Le déterminisme du peuplement des eaux-douces; rôle de l'hygrophilie; l'éclairement n'intervient pas. Animaux nocturnes et hygrophilie.

Organismes endophytes et éclairement. Le chimiotropisme.

CHAPITRE V. — **Les conséquences du changement de milieu.** 117

L'influence qui entraîne vers un milieu ne correspond pas à l'ensemble des conditions de ce milieu. Modification immédiate des échanges. La possibilité de respirer; la nourriture. Température et reproduction. Les variations consécutives au changement de milieu modifient-elles la manière de vivre et la conformation? Cas des actions mécaniques immédiates: suçoirs des plantes parasites; membres antérieurs des Orthoptères phasmides; absence du tibia et incurvation du péroné; transformation des plantes annuelles ou bisannuelles. Y a-t-il des variations de forme vraiment adaptatives? La ponte des Notonectes: la bouche des larves de Dytiques; c'est une disposition assez répandue chez divers Arthropodes; la digestion externe des larves d'Hydrophiles et des Araignées à vie terrestre. Les pattes « natatoires ». des Inseces aquatiques. Formes grêles des Arthropodes cavernicoles. Les Epinoches d'eau douce et d'eau salée. Les Salmonides du lac de Loach. Origine de la cécité des Insectes cavernicoles. L'aptérisme et les conditions actuelles. Les variétés de *Bythinus diversicornis* ; *Otiorhynchus consentaneus*. La période d'activité sexuelle. Plantes littorales; plantes grasses. Organes respiratoires des Insectes aquatiques. Les Cassides.

Toutes ces dispositions sont quelconques par rapport aux conditions de vie. Les faits de convergence ne prouvent pas l'adaptation morphologique; la convergence des formes ne coïncide pas forcément avec la similitude des conditions. Des conformations et des fonctionnements, on peut simplement dire qu'ils ne sont pas nuisibles.

CHAPITRE VI. — **La non-nocivité**.................................. 181

Caractères « utiles » et caractères « d'ornement ». Les dispositions morphologiques sont quelconques par rapport à l'utilité. La multiplicité des appendices chez les Arthro podes; leurs dimensions. Individus ailés et individus aptères. Les « avantages » de la cécité pour les animaux lucicoles. La forme des feuilles et la phyllotaxie. La pulpe des fruits charnus et les substances de « réserve » chez les végétaux. La floraison des Amandiers. L'appareil gastrique des Ruminants; l' « utilité » de l'estomac en général. Les capsules surrénales. Le chiasma des nerfs optiques ; les chiasmas nerveux en général. Les faisceaux libéro-ligneux. Mastication et sucs digestifs. Le vagin impair des Marsupiaux. La reproduction et la sexualité. L' « adaptation » des Insectes aux fleurs. Les Poissons à vie terrestre; les Poissons volants. Les « perfectionnements »

Pages

de l'appareil circulatoire. Les côtes de *Molge Waltlii.* Les animaux sans bouche.

CHAPITRE VII. — **Evolution et finalité**........................ 241

Les variations constantes du milieu et leur répercussion sur l'organisme; elle est quelconque quant à la possibilité de vivre. Origine et évolution des êtres. Les naturalistes s'accordent sur l'extrême ancienneté de la substance vivante et son apparition en plusieurs points distincts. Les premières formes auraient été les plus « inférieures ». Elles auraient donné les formes « supérieures » par une suite de « perfectionnements » ou « d'adaptations ». Les preuves de cette évolution progressive font défaut. La stratigraphie seule indique l'ancienneté; la chronologie n'implique pas le « perfectionnement ». Evolution progressive est une notion de pure morphologie. Le sarcode des Monocellulaires n'est pas plus « simple » que celui des Pluricellulaires. La complication anatomique seule les distingue; tout dépend du résultat de la division de la masse initiale; les parties se séparent ou demeurent accolées. La seconde éventualité n'implique pas une phase unicellulaire de longue durée ; Pluricellulaires et Monocellulaires, nés simultanément, ont évolué parallèlement; données expérimentales. L'organisation pluricellulaire entraîne des conséquences importantes au point de vue de la continuation des échanges. Les différenciations qui s'établissent ne sont pas nécessaires. Un petit nombre des Pluricellulaires originels ont seuls survécu. Leurs descendants immédiats étaient déjà anatomiquement compliqués. Leurs descendants médiats constituent les peuplements actuels.

Le désaccord sur le déterminisme de l'évolution. Le chassé-croisé des « caractères » et les phases de variabilité. Stabilité et variabilité dépendent des conditions externes. La corrélation des caractères ; « l'indifférent » en fonction de « l'utile » ; la relation ne correspond pas aux faits. L'évolution ne préexiste pas aux formes; elle est fonction des circonstances; ce sont les propriétés physico-chimiques qui évoluent. Cette évolution n'est pas une Orthogenèse;cas des cavernicoles et de divers autres animaux; cas des arcs branchiaux; cas du déroulement des Ammonites. Les phylums représentent le petit nombre de productions viables nées sous les influences extérieures.

L'organisation et la structure de ces productions ne correspondent à aucune finalité; les ébauches embryonnaires ne « préparent » pas les organes. La succession des systèmes anatomo-physiologiques répond aux conditions actuelles. Les formes les plus simples sont les plus parfaites. La mort des Monocellulaires et la mort des Pluricellulaires. Le déterminisme des phénomènes biologiques ; la sélection du pire.

Orléans. — Imp. P. Pigelet et Fils et Cie